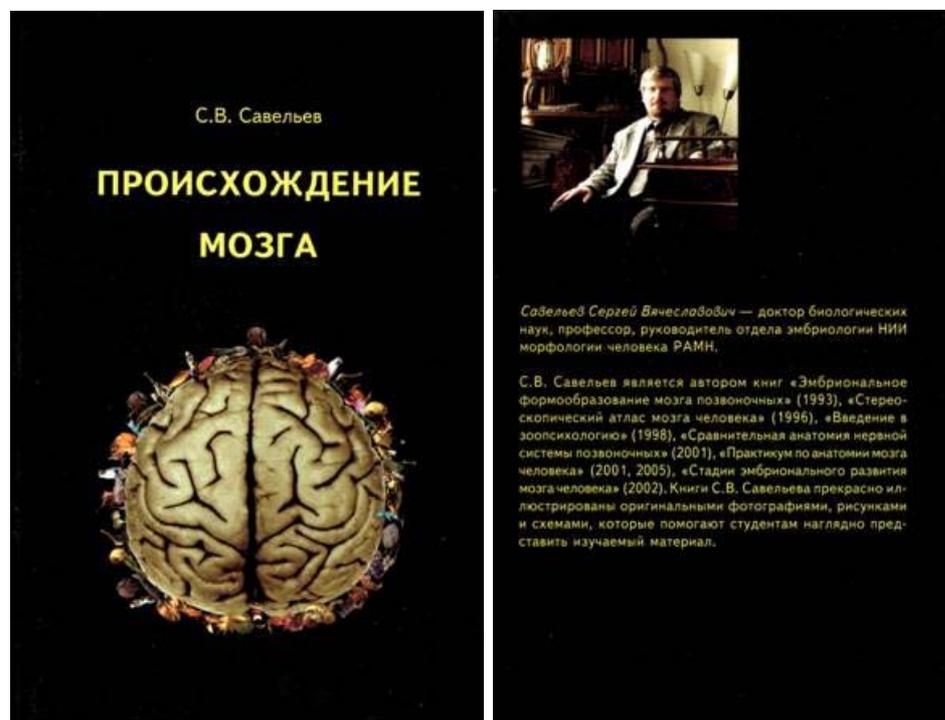


Сканирование и форматирование: Янко Слава (Библиотека Fort/Da) || slavaaa@yandex.ru
|| yanko_slava@yahoo.com || <http://yanko.lib.ru> || Icq# 75088656 || Библиотека: <http://yanko.lib.ru/gum.html> || номера страниц - вверху. **АНОНС КНИГИ**
update 02.02.06

С.В. Савельев ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОЗГА



С.В. Савельев

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОЗГА

Москва
ВЕДИ
ВЕДИ
2005

УДК 591.481
ББК 28.66+28.67
С12

Савельев СВ.

С12 Происхождение мозга. — М. : ВЕДИ, 2005. — 368 с: ил. ISBN 5-94624-025-0

Описаны принципы строения и физиологии мозга животных. На основе морфофункционального анализа реконструированы основные этапы эволюции нервной системы. Сформулированы причины, механизмы и

условия появления нервных клеток, простых нервных сетей и нервных систем беспозвоночных. Представлена эволюционная теория переходных сред как основа для разработки нейробиологических моделей происхождения хордовых, первичноводных позвоночных, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Изложены причины возникновения нервных систем различных архетипов и их роль в определении стратегий поведения животных. Приведены примеры использования нейробиологических законов для реконструкции путей эволюции позвоночных и беспозвоночных животных, а также основные принципы адаптивной эволюции нервной системы и поведения.

Монография предназначена для зоологов, психологов, студентов биологических специальностей и всех, кто интересуется проблемами эволюции нервной системы и поведения животных.

УДК 591.481

ББК 28.66+28.67

ISBN 5-94624-025-0

© Савельев С.В., 2005 © Издательство «ВБДИ», 2005

Напечатано в Российской Федерации.

Права на данное издание принадлежат издательству «веди».

Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения издательства.

Электронное оглавление

Электронное оглавление

Иллюстрации

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Глава I. Принципы работы и организации мозга

«Поведение» без нервной системы

Рис. I-1. Растения могут прекрасно обходиться без нервной системы.

§ 1. Взаимодействия с внешней средой

§ 2. Тропизмы и таксисы простейших

Рис. I-2. Микроскопические пресноводные организмы.

Рис. I-3. Донервная интеграция ответов на внешние воздействия у растений (точки) и свободноживущих простейших (пунктир).

Зачем нужна нервная система?

Рис. I-4. Два минимальных варианта организации нервной системы из функциональных блоков для однотипных, но дифференцированных ответов на различные типы внешних воздействии.

§ 3. Функциональная организация нервной системы

Рис. I-5. Функциональные блоки сложной нервной системы.

Энергетическая цена и размеры мозга

§ 4. Отношение массы мозга и тела

Рис. I-6. Отношение масса мозга/масса тела у различных животных.

Рис. I-7. Сравнительные размеры спинного и головного мозга у животных различных групп.

Таблица 1. Абсолютная масса головного мозга у животных разных видов

Продолжение таблицы 1

Таблица 2. Средние величины массы головного мозга породистых и беспородных собак

§ 5. Энергетические расходы нервной системы

Таблица 3. Абсолютная (средняя) масса тела различных животных

Таблица 4. Отношение массы головного мозга к массе спинного мозга

§ 6. Потребление мозгом кислорода

Рис. I-8. Обменные процессы в головном мозге приматов.

Привилегированность нервной системы

§ 7. Гематоэнцефалический барьер

Рис. I-9. Строение нейронов и глиальных клеток.

Рис. I-10. Основные компоненты гематоэнцефалического барьера головного мозга и периферической нервной системы.

Рис. I-11. Срезы мозга и сосудистого сплетения (стрелки), расположенного в желудочках мозга различных позвоночных. Микрофотографии.

Рис. I-12. Оболочки отростков нервных клеток (а, в) и синапсов (б).

Взаимодействия между клетками

§ 8. Заряды мембраны нервных клеток

§ 9. Синаптические контакты нервных клеток

Уровни организации нервной ткани

§ 10. Типы объединения нервных клеток

Рис. I-13. Основные структурные уровни организации головного мозга, ганглиев и периферической нервной системы.

Рис. I-14. Основные центры нервной системы позвоночных на примере лягушки.

§ 11. Нервная система беспозвоночных

§ 12. Нервная система позвоночных

Рис. I-15. Гистологическое строение нервной системы позвоночных и беспозвоночных.

Рис. I-16. Основные тенденции усложнения структурной организации нервной системы.

Органы чувств и эффекторные системы

§ 13. Рецепторы и органы чувств

Рис. I-17. Примеры строения некоторых дистантных и контактных рецепторов нервной системы позвоночных.

Рис. I-18. Гистологические срезы через тело личинки (головастика) лягушки и различные органы чувств.

Рис. I-19. Организация головного мозга позвоночного (акулы) и головных ганглиев беспозвоночного (насекомые).

§ 14. Эффекторные системы

Рис. I-20. Эффекторные системы организма позвоночных.

Память и забывание

§ 15. Механизмы памяти

§ 16. Морфологические принципы памяти

Рис. I-21. Запоминание и забывание информации.

Мышление

§ 17. Признаки мышления

Рис. I-22. Головной мозг основных представителей позвоночных с латеральной поверхности.

§ 18. Биологические проблемы мышления

Рис. I-23. Структурные механизмы принятия решения.

Глава II. Возникновение нервных клеток и мозга

Происхождение нервных клеток

Рис. II-1. Две гипотезы происхождения нервных и мышечных клеток.

§ 19. Происхождение нейронов и пронеуральной сети

Рис. II-2. Актиния с симбионтом рода *Amphiprion*.

Рис. II-3. Гипотетические этапы происхождения нервных клеток в процессе эволюции многоклеточных.

Беспозвоночные животные

§ 20. Нервная система с радиальной симметрией

Рис. II-4. Предполагаемые первые этапы (показано стрелками) усложнения строения нервной системы кишечнополостных с радиальной симметрией.

Рис. II-5. Общий вид и сечения основных вариантов строения нервной системы кишечнополостных и червей.

§ 21. Билатеральная нервная система

§ 22. Нервная система членистоногих

Рис. II-7. Нервная система и ганглии различных членистоногих.

Рис. II-8. Нервная система различных беспозвоночных.

§ 23. Нервная система моллюсков

Рис. II-9. Нервная система двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*).

Рис. II-10. Нервная система двустворчатых, панцирных и головоногих моллюсков.

§ 24. Эволюция ганглиозной нервной системы

Рис. II-11. Эволюционные изменения расположения центров нервной системы от радиально-к билатерально-симметричным животным.

Нервная система хордовых

Рис. II-12. Общий план строения беспозвоночных и позвоночных.

§ 25. Теории происхождения хордовых

§ 26. Происхождение нервной системы хордовых

Рис. II-13. Внешний вид, общий план строения половозрелой асцидий и реконструкция головы свободноплавающей личинки.

Рис. II-14. Внешний вид передней части нервной трубки и гистологические срезы через нервную систему и хорду ланцетника.

Рис. II-15. Основные этапы (показано большими стрелками) возникновения хордовых.

Рис. II-16. Два варианта возможного возникновения нервной трубки (показано стрелками).

Первичноводные позвоночные

§ 27. Мозг первичноводных позвоночных

[Рис. II-17. Основной план строения нервной системы черепных.](#)

[Рис. II-18. Романтический мир первичноводных позвоночных крайне разнообразен как по биологическим формам, так и по организации мозга.](#)

[Рис. II-19. Гистологические срезы через голову и мозг рыбы.](#)

[Рис. II-20. Основные варианты строения мозга первичноводных.](#)

[Рис. II-21. Морфологические варианты развития головного мозга первичноводных позвоночных.](#)

[Рис. II-22. Крайние морфологические варианты развития мозжечка первичноводных позвоночных.](#)

[Рис. II-23. Возможные этапы формирования основных отделов головного мозга позвоночных.](#)

[Рис. II-24. Происхождение полушарий переднего мозга позвоночных.](#)

[§ 29. Формирование мозга позвоночных](#)

[Рис. II-25. Основной план строения нервной системы и внешний вид возможного предка позвоночных.](#)

[Происхождение мозга наземных позвоночных](#)

[Рис. II-26. Общий план строения нервной системы амфибий, вписанный в контур тела представителя каждого из отрядов.](#)

[§ 30. Особенности строения нервной системы амфибий](#)

[Рис. II-27. Головной и спинной мозг бесхвостой амфибии, основные нервы и микрофотографии гистологических срезов.](#)

[Рис. II-28. Гистологические срезы через голову кавказской саламандры \(*Mertensiella caucasica*, *Urodela*\).](#)

[§31. Проблемы выхода амфибий на сушу](#)

[Рис. II-29. Внешний вид и гистологические срезы через основные структуры мозга червяги \(*Chtonerpeton viviparum*\).](#)

[§ 32. Появление конечностей](#)

[Рис. II-30. Головной мозг амфибий и гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра среднего мозга.](#)

[Рис. II-31. Контурные тел и скелеты различных видов вымерших амфибий и кистепёрых рыб \(по данным разных авторов\).](#)

[§ 33. Выход амфибий на сушу](#)

[Рис. II-32. Основные этапы происхождения наземных позвоночных.](#)

[Рис. II-33. Радиация амфибий при переходе к наземному образу жизни.](#)

[Глава III. Становление мозга амниот](#)

[§ 34. Репродуктивные стратегии амниот](#)

[Рис. III-1. Преобразования внезародышевых оболочек \(показано фиолетовыми стрелками\) при переходе к наземному образу жизни.](#)

[Рис. III-2. Возможные пути преобразования эмбрионального развития при переходе к наземному образу жизни \(показано большими стрелками\).](#)

[Рис. III-3. Появление первых амниот привело к невероятному разнообразию жизненных форм.](#)

[Рис. III-4. Внешний вид головного, спинного мозга и плечевого нервного сплетения рептилий на примере современных диапсид.](#)

[§ 36. Общий план строения нервной системы рептилий](#)

[Рис. III-5. Голова геккона \(*Gekko gekko*\) с вписанным в неё головным мозгом и гистологические срезы через основные отделы.](#)

[Рис. III-6. Головной мозг современных рептилий различных систематических групп и схема мозга амниот и холоднокровных амниот.](#)

[Рис. III-7. Гистологическое строение рептилий и ассоциативных центров головного мозга.](#)

[§ 37. Ассоциативный центр мозга рептилий](#)

[Рис. III-8. Сагиттальный \(а\) и горизонтальный \(б\) гистологические срезы через голову ящерицы \(*Lacerta agilis*\) в конце эмбрионального развития.](#)

[§ 38. УСЛОВИЯ возникновения мозга рептилий](#)

[§ 39. Происхождение неокортекса](#)

[Рис. III-9. Переходная среда, в которой могли появиться древние амниоты.](#)

[§ 40. Адаптивная радиация архаичных рептилий](#)

[Рис. III-10. Условия возникновения мозга и вероятная адаптивная радиация архаичных рептилий.](#)

[Возникновение мозга птиц](#)

[Рис. III-11. Разнообразие птиц.](#)

[§ 42. Морфологические особенности строения птиц](#)

[§ 43. Нервная система и органы чувств птиц](#)

[Рис. III-12. Головной и спинной мозг птиц.](#)

[Рис. III-13. Цитоархитектоника головного мозга птиц на примере обыкновенной неясыти \(*Strix aluco*\).](#)

[Рис. III-14. Строение полушария переднего мозга и зрительных долей среднего мозга птиц на примере обыкновенной неясыти \(*Strix aluco*, а\) и сизого голубя \(*Columba livia*, б\).](#)

[§ 44. Условия возникновения мозга птиц](#)

[Рис. III-15. Реконструкция наиболее вероятных событий, приведших к возникновению мозга современных птиц.](#)

[§ 45. Адаптивная радиация птиц](#)

[Рис. III-16. Происхождение основных групп современных птиц.](#)

[Происхождение мозга млекопитающих](#)

[§ 46. Обзор классификации млекопитающих](#)

[Рис. III-17. Разнообразие современных млекопитающих.](#)

[Рис. III-18. Головной и спинной мозг современных млекопитающих.](#)

[Рис. III-19. Головной мозг современных млекопитающих.](#)

[Рис. III-20. Гистологические срезы через среднюю часть полушарий лиссэнцефального \(а, б\) и гирифицированного \(б\) переднего мозга.](#)

[§ 47. Особенности нервной системы млекопитающих](#)

[Рис. III-21. Внешний вид и разрезы головного мозга однопроходных, трубкозубов, белчьих и приматов \(трубкозуб по Edinger, 1911\).](#)

[Рис. III-22. Гистологические срезы через мозг тупайи, дельфина, неокортекс бородавочника и ствол мозга кролика.](#)

[Рис. III-23. Основные эволюционные приобретения мозга млекопитающих на примере домашней собаки \(*Cans familiaris*\).](#)

[Рис. III-24. Головной мозг кролика \(*Oryctolagus cuniculus*\) с нанесёнными на поверхность полушария основными функциональными полями неокортекса \(а\) и цитоархитектоника моторных и сенсорных полей коры.](#)

[Рис. III-25. Дорсальная поверхность головного мозга млекопитающих.](#)

[§ 48. Органы чувств млекопитающих](#)

[Рис. III-26. Цитоархитектоника слуховых полей неокортекса.](#)

[§ 49. Возникновение мозга млекопитающих](#)

[Рис. III-27. Происхождение млекопитающих.](#)

[Теория переходных сред](#)

[Рис. III-28. Морфологическая организация мозга позвоночных различных систематических групп.](#)

[Рис. III-29. Переходные среды в эволюции мозга позвоночных.](#)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иллюстрации

[Рис. I-1. Растения могут прекрасно обходиться без нервной системы.](#)

[Рис. I-2. Микроскопические пресноводные организмы.](#)

[Рис. I-3. Донервная интеграция ответов на внешние воздействия у растений \(точки\) и свободноживущих простейших \(пунктир\).](#)

[Рис. I-4. Два минимальных варианта организации нервной системы из функциональных блоков для однотипных, но дифференцированных ответов на различные типы внешних воздействий.](#)

[Рис. I-5. Функциональные блоки сложной нервной системы.](#)

[Рис. I-6. Отношение масса мозга/масса тела у различных животных.](#)

[Рис. I-7. Сравнительные размеры спинного и головного мозга у животных различных групп.](#)

[Продолжение таблицы I](#)

[Рис. I-8. Обменные процессы в головном мозге приматов.](#)

[Рис. I-9. Строение нейронов и глиальных клеток.](#)

[Рис. I-10. Основные компоненты гематоэнцефалического барьера головного мозга и периферической нервной системы.](#)

[Рис. I-11. Срезы мозга и сосудистого сплетения \(стрелки\), расположенного в желудочках мозга различных позвоночных. Микрофотографии.](#)

[Рис. I-12. Оболочки отростков нервных клеток \(а, в\) и синапсов \(б\).](#)

[Рис. I-13. Основные структурные уровни организации головного мозга, ганглиев и периферической нервной системы.](#)

[Рис. I-14. Основные центры нервной системы позвоночных на примере лягушки.](#)

[Рис. I-15. Гистологическое строение нервной системы позвоночных и беспозвоночных.](#)

[Рис. I-16. Основные тенденции усложнения структурной организации нервной системы.](#)

[Рис. I-17. Примеры строения некоторых дистантных и контактных рецепторов нервной системы позвоночных.](#)

[Рис. I-18. Гистологические срезы через тело личинки \(головастика\) лягушки и различные органы чувств.](#)

- [Рис. I-19. Организация головного мозга позвоночного \(акулы\) и головных ганглиев беспозвоночного \(насекомые\).](#)
- [Рис. I-20. Эффекторные системы организма позвоночных.](#)
- [Рис. I-21. Запоминание и забывание информации.](#)
- [Рис. I-22. Головной мозг основных представителей позвоночных с латеральной поверхности.](#)
- [Рис. I-23. Структурные механизмы принятия решения.](#)
- [Рис. II-1. Две гипотезы происхождения нервных и мышечных клеток.](#)
- [Рис. II-2. Актиния с симбионтом рода *Amphiprion*.](#)
- [Рис. II-3. Гипотетические этапы происхождения нервных клеток в процессе эволюции многоклеточных.](#)
- [Рис. II-4. Предполагаемые первые этапы \(показано стрелками\) усложнения строения нервной системы кишечнорастных с радиальной симметрией.](#)
- [Рис. II-5. Общий вид и сечения основных вариантов строения нервной системы кишечнорастных и червей.](#)
- [Рис. II-7. Нервная система и ганглии различных членистоногих.](#)
- [Рис. II-8. Нервная система различных беспозвоночных.](#)
- [Рис. II-9. Нервная система двустворчатых моллюсков \(*Bivalvia*\).](#)
- [Рис. II-10. Нервная система двустворчатых, панцирных и головоногих моллюсков.](#)
- [Рис. II-11. Эволюционные изменения расположения центров нервной системы от радиально-к билатерально-симметричным животным.](#)
- [Рис. II-12. Общий план строения беспозвоночных и позвоночных.](#)
- [Рис. II-13. Внешний вид, общий план строения половозрелой асцидий и реконструкция головы свободноплавающей личинки.](#)
- [Рис. II-14. Внешний вид передней части нервной трубки и гистологические срезы через нервную систему и хорду ланцетника.](#)
- [Рис. II-15. Основные этапы \(показано большими стрелками\) возникновения хордовых.](#)
- [Рис. II-16. Два варианта возможного возникновения нервной трубки \(показано стрелками\).](#)
- [Рис. II-17. Основной план строения нервной системы черепных.](#)
- [Рис. II-18. Романтический мир первичноводных позвоночных крайне разнообразен как по биологическим формам, так и по организации мозга.](#)
- [Рис. II-19. Гистологические срезы через голову и мозг рыбы.](#)
- [Рис. II-20. Основные варианты строения мозга первичноводных.](#)
- [Рис. II-21. Морфологические варианты развития головного мозга первичноводных позвоночных.](#)
- [Рис. II-22. Крайние морфологические варианты развития мозжечка первичноводных позвоночных.](#)
- [Рис. II-23. Возможные этапы формирования основных отделов головного мозга позвоночных.](#)
- [Рис. II-24. Происхождение полушарий переднего мозга позвоночных.](#)
- [Рис. II-25. Основной план строения нервной системы и внешний вид возможного предка позвоночных.](#)
- [Рис. II-26. Общий план строения нервной системы амфибий, вписанный в контур тела представителя каждого из отрядов.](#)
- [Рис. II-27. Головной и спинной мозг бесхвостой амфибии, основные нервы и микрофотографии гистологических срезов.](#)
- [Рис. II-28. Гистологические срезы через голову кавказской саламандры \(*Mertensiella caucasica*, *Urodela*\).](#)
- [Рис. II-29. Внешний вид и гистологические срезы через основные структуры мозга червяги \(*Chtonerpeton viviparum*\).](#)
- [Рис. II-30. Головной мозг амфибий и гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра среднего мозга.](#)
- [Рис. II-31. Контурные тел и скелеты различных видов вымерших амфибий и кистепёрых рыб \(по данным разных авторов\).](#)
- [Рис. II-32. Основные этапы происхождения наземных позвоночных.](#)
- [Рис. II-33. Радиация амфибий при переходе к наземному образу жизни.](#)
- [Рис. III-1. Преобразования внезародышевых оболочек \(показано фиолетовыми стрелками\) при переходе к наземному образу жизни.](#)
- [Рис. III-2. Возможные пути преобразования эмбрионального развития при переходе к наземному образу жизни \(показано большими стрелками\).](#)
- [Рис. III-3. Появление первых амниот привело к невероятному разнообразию жизненных форм.](#)
- [Рис. III-4. Внешний вид головного, спинного мозга и плечевого нервного сплетения рептилий на примере современных диапсид.](#)
- [Рис. III-5. Голова геккона \(*Gekko gekko*\) с вписанным в неё головным мозгом и гистологические срезы через основные отделы.](#)
- [Рис. III-6. Головной мозг современных рептилий различных систематических групп и схема мозга анамний и холоднокровных амниот.](#)
- [Рис. III-7. Гистологическое строение рептилий и ассоциативных центров головного мозга.](#)
- [Рис. III-8. Сагиттальный \(а\) и горизонтальный \(б\) гистологические срезы через голову ящерицы \(*Lacerta agilis*\) в конце эмбрионального развития.](#)

- [Рис. III-9. Переходная среда, в которой могли появиться древние амниоты.](#)
[Рис. III-10. Условия возникновения мозга и вероятная адаптивная радиация архаичных рептилий.](#)
[Рис. III-11. Разнообразие птиц.](#)
[Рис. III-12. Головной и спинной мозг птиц.](#)
[Рис. III-13. Цитоархитектоника головного мозга птиц на примере обыкновенной неясыти \(*Strix aluco*\).](#)
[Рис. III-14. Строение полушария переднего мозга и зрительных долей среднего мозга птиц на примере обыкновенной неясыти \(*Strix aluco*, а\) и сизого голубя \(*Columba livia*, б\).](#)
[Рис. III-15. Реконструкция наиболее вероятных событий, приведших к возникновению мозга современных птиц.](#)
[Рис. III-16. Происхождение основных групп современных птиц.](#)
[Рис. III-17. Разнообразие современных млекопитающих.](#)
[Рис. III-18. Головной и спинной мозг современных млекопитающих.](#)
[Рис. III-19. Головной мозг современных млекопитающих.](#)
[Рис. III-20. Гистологические срезы через среднюю часть полушарий лиссэнцефального \(а, б\) и гирифицированного \(б\) переднего мозга.](#)
[Рис. III-21. Внешний вид и разрезы головного мозга однопроходных, трубкозубов, беличьих и приматов \(трубкозуб по Edinger, 1911\).](#)
[Рис. III-22. Гистологические срезы через мозг тупайи, дельфина, неокортекс бородавочника и ствол мозга кролика.](#)
[Рис. III-23. Основные эволюционные приобретения мозга млекопитающих на примере домашней собаки \(*Cams familiaris*\).](#)
[Рис. III-24. Головной мозг кролика \(*Oryctolagus cuniculus*\) с нанесёнными на поверхность полушария основными функциональными полями неокортекса \(а\) и цитоархитектоника моторных и сенсорных полей коры.](#)
[Рис. III-25. Дорсальная поверхность головного мозга млекопитающих.](#)
[Рис. III-26. Цитоархитектоника слуховых полей неокортекса.](#)
[Рис. III-27. Происхождение млекопитающих.](#)
[Рис. III-28. Морфологическая организация мозга позвоночных различных систематических групп.](#)
[Рис. III-29. Переходные среды в эволюции мозга позвоночных.](#)

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	6
Глава I. Принципы работы и организации мозга.....	11
«Поведение» без нервной системы.....	12
§ 1. Взаимодействия с внешней средой.....	14
§ 2. Тропизмы и таксисы простейших.....	15
Зачем нужна нервная система?.....	25
§ 3. Функциональная организация нервной системы.....	27
Энергетическая цена и размеры мозга.....	33
§ 4. Отношение массы мозга и тела.....	33
§ 5. Энергетические расходы нервной системы.....	40
§ 6. Потребление мозгом кислорода.....	49
Привилегированность нервной системы	54
§ 7. Гематоэнцефалический барьер.....	54
Взаимодействия между клетками.....	64
§ 8. Заряды мембраны нервных клеток.....	65
§ 9. Синаптические контакты нервных клеток.....	69
Уровни организации нервной ткани.....	72
§ 10. Типы объединения нервных клеток.....	72
§ 11. Нервная система беспозвоночных.....	77
§ 12. Нервная система позвоночных.....	78
Органы чувств и эффекторные системы.....	86
§ 13. Рецепторы и органы чувств.....	87
§ 14. Эффекторные системы.....	94
Память и забывание.....	99
§ 15. Механизмы памяти.....	100
§ 16. Морфологические принципы памяти.....	101
4	
Мышление.....	109
§ 17. Признаки мышления.....	110
§ 18. Биологические проблемы мышления.....	114
Глава II. Возникновение нервных клеток и мозга.....	121
Происхождение нервных клеток.....	122

§ 19. Происхождение нейронов и пронеурональной сети...	124
Беспозвоночные животные.....	133
§ 20. Нервная система с радиальной симметрией.....	133
§ 21. Билатеральная нервная система.....	140
§ 22. Нервная система членистоногих.....	145
§ 23. Нервная система моллюсков.....	153
§ 24. Эволюция ганглиозной нервной системы.....	162
Нервная система хордовых.....	167
§ 25. Теории происхождения хордовых.....	170
§ 26. Происхождение нервной системы хордовых.....	176
Первичноводные позвоночные.....	193
§ 27. Мозг первичноводных позвоночных.....	194
§ 28. Возникновение отделов головного мозга.....	212
§ 29. Формирование мозга позвоночных.....	218
Происхождение мозга наземных позвоночных.....	222
§ 30. Особенности строения нервной системы амфибий ...	224
§ 31. Проблемы выхода амфибий на сушу.....	228
§ 32. Появление конечностей.....	232
§ 33. Выход амфибий на сушу.....	238
Глава III. Становление мозга амниот.....	251
§ 34. Репродуктивные стратегии амниот.....	251
§ 35. Многообразие низших амниот.....	258
§ 36. Общий план строения нервной системы рептилий ...	264
§ 37. Ассоциативный центр мозга рептилий.....	270
§ 38. Условия возникновения мозга рептилий.....	276
§ 39. Происхождение неокортекса.....	278
§ 40. Адаптивная радиация архаичных рептилий.....	284
5	
Возникновение мозга птиц.....	288
§ 41. Биологическое разнообразие птиц.....	290
§ 42. Морфологические особенности строения птиц.....	291
§ 43. Нервная система и органы чувств птиц.....	294
§ 44. Условия возникновения мозга птиц.....	301
§ 45. Адаптивная радиация птиц.....	311
Происхождение мозга млекопитающих.....	315
§ 46. Обзор классификации млекопитающих.....	315
§ 47. Особенности нервной системы млекопитающих.....	324
§ 48. Органы чувств млекопитающих.....	336
§ 49. Возникновение мозга млекопитающих.....	340
Теория переходных сред.....	350
Список литературы.....	362

6

ПРЕДИСЛОВИЕ

Наблюдение за растениями и животными всегда было привлекательным занятием. Безусловный интерес вызывает целенаправленная деятельность существ, совершенно не похожих на нас. Зачастую они более непосредственны и откровенны в своих желаниях и действиях, чем можно было ожидать. Это не мешает растениям и животным добиваться своих естественных целей — выживать и размножаться. Стремление осуществлять эти фундаментальные процессы свойственно всему органическому миру. Животные и растения решают проблемы выживания и размножения различными способами. Активность животных и кажущаяся пассивность растений обманчивы. И те и другие могут воспринимать внешний мир и адекватно на него реагировать. Животные делают это при помощи специализированных клеток, входящих в состав нервной системы. Появление нервных клеток стало важным событием в истории многоклеточных организмов. Чтобы представить себе, как это произошло, для исторических реконструкций приходится использовать принципы организации современных животных и проводить ретроспективный анализ их возникновения. Такие приёмы обычно крайне дискуссионны и плохо подкреплены фактическими данными. Восстановление отдалённых событий эволюции животных — довольно неблагоприятное и сомнительное занятие. Ему и посвящена настоящая книга.

В качестве базы для эволюционных реконструкций выбрана нервная система. Всё, что связано с принятием решений, реализующихся в поведении животных и человека, происходит в головном мозге. Мозг хранит программы инстинктивного поведения, определяет повседневные потребности животных и, если есть необходимый субстрат, способности к элементарному мышлению. Нервная система представляет собой гипотетическое зеркало поведения и реальных возможностей животных. Однако это не только зеркало, но и структурная основа всего поведения. Нельзя ожидать от конкретного вида каких-либо невероятных поведенческих эволюций, если нет соответствующей морфофункциональной базы в виде мозга или специализированного ганглия. Поведение животных «рождается» в нервной системе и одновременно остаётся её заложником. Любое адаптивное изменение структуры мозга даёт огромное преимущество

своим обладателям, но загоняет поведение в прокрустово ложе возникших морфофункциональных мотиваций. Птицы никогда не смогут принимать

7

решения, как млекопитающие или рептилии. Морфологические принципы организации мозга образуют непреодолимый поведенческий барьер. Различия в строении мозга позвоночных возникли не случайно. Они стали следствиями длительных адаптивных изменений всего организма вплоть до основной системы контроля и управления — мозга. Следует подчеркнуть, что возникновение хордовых, первичноводных позвоночных, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих весьма туманно, а достоверные палеонтологические данные крайне отрывочны. Их эволюционная история построена на анализе сохранившихся элементов скелета, а не нервной системы. Как правило, строение нервной системы выступает в качестве вспомогательного, а не основного компонента для восстановления давно прошедшего эволюционного события. Ситуация усугубляется тем, что нервная система практически не оставляет палеонтологических следов. В большинстве случаев остаётся только гадать даже о самых общих принципах строения нервной системы у животных далёкого прошлого. Скудность палеоневрологической летописи отчасти компенсируется некоторыми морфофункциональными свойствами нервной системы. Нервная система крайне консервативна. Её структурные изменения начинаются тогда, когда исчерпаны все другие возможности адаптации организма. Это связано с тем, что даже незначительные изменения неврологической организации могут вызывать необратимые и губительные поведенческие последствия.

Эволюция нервной системы проходила по своеобразным законам. Мозг должен был всегда адекватно выполнять свои функции и не мог подвергаться мгновенным и глобальным перестройкам. Для нервной системы характерны относительно медленные структурные изменения, которые не могли происходить вне специфических условий. Под такими условиями подразумевается некая среда, где могли бы потребоваться необычные органы чувств или глубокий ассоциативный анализ необычных условий.

Настоящая книга является попыткой проследить весь путь становления нервной системы от появления первых клеток до формирования мозга млекопитающих при помощи анализа неврологических закономерностей эволюции. Для этого использовался сравнительный морфофункциональный подход. Первоначально проводился анализ новых нейробиологических приобретений той или иной группы животных. Затем сравнивались биологические и поведенческие преимущества, которые могли быть приобретены за счёт новых структур нервной системы. После этого воссоздавались причины и условия, которые могли привести к подобным структурным изменениям в нервной системе.

8

Этот незатейливый подход к анализу естественной истории позвоночных не лишён недостатков, но, может быть, он позволит несколько иначе взглянуть на общеизвестные события эволюции животного мира.

В главе I приведены вводные сведения об основных принципах устройства нервной системы, смысле её появления, энергетической цене и размерах мозга. Основное содержание главы посвящено взаимодействию между нервными клетками и уровнями их структурной организации нервных систем различных типов. Глава завершается тремя разделами, в которых рассмотрены рецепторные и эффекторные свойства нервной системы, физические основы памяти и мышления.

Глава II посвящена биологическим причинам появления первых нервных клеток и простых нервных сетей. Значительное внимание уделено принципам организации и основным морфологическим закономерностям эволюции нервной системы беспозвоночных животных. В специальных разделах рассматриваются наиболее вероятные предковые группы беспозвоночных и условия возникновения древних хордовых. В этой же главе анализируются разнообразные пути морфологической эволюции нервной системы первичноводных позвоночных. Глава завершается разделом, посвящённым условиям происхождения мозга наземных позвоночных.

Глава III посвящена эволюции нервной системы амниот. В ней последовательно рассмотрены условия и закономерности возникновения нервной системы рептилий, птиц и млекопитающих. Каждая группа амниот рассмотрена в отдельном разделе, который завершается реконструкцией возможных условий формирования специфических особенностей организации мозга. В конце главы изложена общая теория переходных сред. Её основой является вывод о необходимости особых условий для формирования каждого из известных архетипов строения мозга позвоночных.

Книга иллюстрирована цветными схемами, рисунками и фотографиями. Зачастую даже неважная фотография даёт более реальное представление об обсуждаемом предмете, чем самая безупречная схема. Я старался использовать рисунки с оригинальных анатомических препаратов, а по мере возможности заменять их фотографиями.

Я благодарен сотрудникам лаборатории развития нервной системы Научно-исследовательского института морфологии человека РАН, которые оказывали мне посильную поддержку в подготовке книги. Особую признательность хочется выразить А.В. Алфёрову за понимание научных интересов и помощь в осуществлении полноцветного издания книги.

Автор



Глава I. Принципы работы и организации мозга

Поведение животных складывается из добывания пищи, размножения, межвидовых и внутривидовых взаимодействий. Животные едят, размножаются, мигрируют, приспосабливаются к изменчивым условиям среды, ухаживают за потомством, стареют и умирают. Большая часть этих событий обусловлена инстинктами или контролируется физиологическими механизмами (Савельев, 1998). Только незначительная часть поведения животных является результатом адаптации индивидуального опыта к конкретным условиям. Эту способность часто называют элементарным мышлением животных, которое служит предтечей рассудочной деятельности человека. Для удовлетворения всех физиологических потребностей организма необходима энергия, которая поступает из окружающей среды. Любой биологический объект существует до тех пор, пока через него проходит поток энергии в виде пищи (для животных) или электромагнитного излучения в сочетании с неорганическими соединениями (для растений). Для организма актуально получать как можно больше энергии и как можно меньше её растрчивать. На это и направлена основная активность мозга. Нервная система является источником быстрой реакции организма на любые изменения окружающей среды. Чем она эффективнее работает, тем меньше животное находится в неблагоприятных условиях и дольше в благоприятных. Неблагоприятными условиями можно считать любые ситуации, связанные с безвозвратной и невозполнимой потерей энергии. Идеальные условия существования приводят к переносу индивидуальной морфогенетической информации в следующее поколение — размножению. Чем больше таких переносов, тем выше приспособленность и адаптированность вида. Иначе говоря, шансы на выживание и процветание вида возрастают, если животное не проявляет активности, но потребляет много энергоёмких соединений и в результате эффективно и часто размножается.

Эта простая биологическая цель универсальна для любого организма. Существует несколько вариантов её успешного достижения. Можно специализироваться на относительно неконкурентных источниках энергии — электромагнитном излучении и неорганических соединениях, как растения. Пока этого ресурса достаточно, процветают самые разнообразные формы растений. Однако как только возникает дефицит какого-либо компонента этого ресурса, начинается конкуренция. Растения не имеют нервной системы в традиционном понимании этого слова, но им всё-таки необходимо адаптироваться к

12

изменяющимся условиям среды. Эта адаптивность построена на химической, электромагнитной и механической чувствительности специализированных клеток, которые известны у одноклеточных организмов, дрожжей, грибов, лишайников и растений. Примером может быть комнатное растение арабидопсис (Breat, Davis, 1990). В специальных исследованиях было установлено, что дождь, ветер и простое потягивание за лист прекрасно детектируются растением. Такие воздействия не только приводят к изменению мембранных потенциалов клеток, но и запускают глубокие адаптивные процессы. При этом количество РНК за 10-15 мин может увеличиться в 100 раз и экспрессируется целый комплекс специализированных генов. Происходит адаптивное изменение метаболизма растения. Если воздействие на растение продолжается, то изменяются гистогенетические процессы и цикл повторяется. В конце концов мы видим фенотипически сильно изменённые растения одного вида в различных ареалах обитания.

«Поведение» без нервной системы

У грибов, лишайников и растений трудно заподозрить существование нервной системы, хотя её аналог существует. Этот аналог построен на довольно простых универсальных свойствах клеток растений и животных. Все живые клетки могут реагировать на два типа внешних воздействий: химический состав окружающей среды и механические воздействия. Это фундаментальные свойства клеток, лежащие в основе любых физиологических процессов. Собственно эти свойства и определяют способность организмов без нервной системы к механо- и хеморецепции. Есть и третий источник информации — электромагнитное излучение. Способность воспринимать свет развита практически у всех организмов. Хлорофилл и способность синтезировать органические соединения делают автотрофные организмы исключительно адаптивными.

Таким образом, практически любой организм без нервной системы может реагировать на три типа внешних воздействий. Механо- и хеморецепция имеют контактный характер, а фоторецепция — дистантный, хотя такой строгой дифференциации проводить не стоит. В водной среде механо- и хеморецепция дистантные. Организмы могут двигаться и расти по градиентам воздействий такого типа или против них (рис. I-1). Понятно, что все три типа чувствительности могут быть как положительными, так и отрицательными. Перечисленных качеств организмов, не имеющих нервной системы, вполне достаточно для осуществления сложных адаптивных перестроек. Однако в этом случае принципиальное значение имеет размер организма.

13

Рис. I-1. Растения могут прекрасно обходиться без нервной системы.

Их адаптивность обусловлена обще клеточными способностями воспринимать химические, физические и электромагнитные воздействия. *Формы борьбы между растениями в джунглях Амазонки и дождевом лесу Цейлона вполне напоминают схватки животного мира (а, б). Насекомоядные растения могут быстро закрывать свои листья при прикосновении к ним (в).*



14

§ 1. Взаимодействия с внешней средой

Растение — самое большое и самое живучее существо на этой планете. Мамонтово дерево и Гигантский эвкалипт достигают высоты 120-150 м, а Долговечная сосна — возраста 4600 лет. Среди растений много крупных организмов, поэтому существуют проблемы со скоростью передачи информации об изменении химического состава или механического состояния окружающей среды. Все реакции развиваются медленно и связаны с морфогенетическими процессами перестройки всего организма. Конечно, есть примеры и относительно быстрых реакций листьев растений на прикосновение или при охоте на насекомых (см. рис. I-

1, s), но все эти реакции осуществляются несопоставимо медленнее, чем у животных. При этом чем крупнее растение, тем медленнее видимые реакции на химические, механические и электромагнитные воздействия. Сложности заключаются в механизмах передачи и хранения информации. Полученная в зоне воздействия информация распространяется медленно или локализуется. Лист сжался от прикосновения, но только в месте контакта. Корень изменил направление роста, уперевшись в камень, но соседний корешок не узнает об этом и повторит его путь. Информация о воздействиях внешней среды сохраняется только в форме тела растений, как в своеобразной структурной памяти. Она хранится как индивидуальная форма, но не используется для оперативных целей. Размер растений предопределяет их инертность, а пожизненный адаптивный морфогенез компенсирует низкую скорость реакции на внешние воздействия. Растения адаптировались без специализированных тканей нервной системы, но не без аналогичных функций. Эти функции равномерно распределены между тканями растения и базируются на фундаментальных свойствах живых клеток.

Совершенно другое впечатление производят одноклеточные организмы, содержащие и не содержащие хлорофилл. По сути дела, на уровне одноклеточных организмов царства растений и животных практически не различаются. Жгутиконосцы могут иметь фотосинтезирующие органеллы, а могут прекрасно жить и без них. Понятно, что в первом случае их надо отнести к растениям, а во втором — к животным. Это приводит к тому, что виды одного рода можно успешно относить к разным царствам, а систематическое разделение простейших на растения и животных довольно условно. Более того, эвгленовые жгутиконосцы могут в темноте становиться «чистыми» животными — гетеротрофами, а на свету — автотрофами. Следовательно, современная общая систематика живых организмов выглядит вполне естественно. Она предполагает существование прокариотных организмов

15

(*Monera*), которые подразделены на Архобактерий и Эубактерий. От последних произошли простейшие (*Protista*). Простейшие более не разделяются на животных и растения и представляют собой смешанную группу автогетеротрофных организмов. От неё берут начало и три царства многоклеточных организмов: растения, грибы и животные. Эта логичная классификация вполне подтверждается и общими рецептивными принципами как простейших, так и трёх основных групп многоклеточных. Во всех четырёх группах представлен рецепторный аппарат, состоящий из хемо-, механо- и фоторецепторов. Все клетки этих организмов обладают потенциалом покоя и спонтанной электрической активностью. Различия сводятся к механизмам передачи, хранения и использования получаемой из внешней среды информации. Простейшие в этом отношении являются в некотором роде идеальными моделями донервного поведения.

§ 2. Тропизмы и таксисы простейших

Относительно небольшие размеры простейших дают возможность непосредственно использовать рецепторный аппарат мембраны для быстрого изменения поведения. Размер большинства простейших обычно не превышает нескольких миллиметров (рис. 1-2). Это не значит, что нет более крупных одноклеточных. Известны виды, достигавшие нескольких десятков сантиметров, но поведенчески они были столь же пассивны, как и растения. Однако небольшие одноклеточные дают наиболее выраженный пример сложного и даже рефлекторного поведения. Сенсорный аппарат простейших сходен с таковым растений, но цитоплазматически намного более специализирован. Общая химическая чувствительность простейших хорошо известна. Простейшие прекрасно двигаются по градиенту пищевых растворов и избегают растворов щелочей, кислот и солей. Присутствие в растворах катионов калия, лития, натрия и аммония вызывает реверсию активности ресничек и жгутиков, которые служат для передвижения многих простейших. Надо отметить, что положительный и отрицательный хемотаксис инфузорий лёг в основу теории поведенческих тропизмов Ж. Леба.

Тропизмами, или таксисами, Ж. Леб называл простые реакции растений и животных на свет, химические вещества, источники электромагнитных полей и т. д. Например, если животное двигалось в сторону света, Ж. Леб называл это положительным фототропизмом, если от света — отрицательным. Наиболее популярными были исследования, связанные с гелиотропизмом (движение к солнцу или от него), термотропизмом (движение к теплу или от него), хемотропизмом (движение к веществу или от него), геотропизмом (чувствительность к направлению гравитационных сил), тигмотропизмом

16

(чувствительность к механическому контакту), цитотропизмом (стремление клеток к адгезивному слипанию или разделению) и реотропизмом (движение в потоке воды). В основе учения Ж. Леба лежит универсальная способность цитоплазмы клеток всех живых организмов к раздражению. Поскольку этим свойством обладают все клетки, Ж. Леб делает вывод о единстве животных и растений, а заодно и о незначительной роли нервной системы. Он совершенно серьезно писал: «У животных, обладающих нервами, явления гелиотропизма вызываются теми же причинами (формой тела и раздражимостью протоплазмы клетки), как и у растений, не имеющих нервной системы. Таким образом, явления тропизма не могут основываться на специальных свойствах центральной нервной системы...». Несмотря на всю оригинальность таких представлений, теория Ж. Леба нашла многочисленных сторонников. Его последователи начали проверять раков на «хининовый таксис», червей на «солевой таксис», лягушек и рыб на «электрический таксис». Возникла даже разветвлённая система понятий, которые предусматривали различие таксиса и тропизма. Тропизмом стали называть изменение ориентации или направления роста прикрепленного организма. Обладателями тропизмов считали растения. Под таксисом подразумевали уже самодвижущийся организм, который или удалялся, или приближался к источнику раздражения (Iftode, Prajer, Frankel, 2001; Varbanera, Egra, Banchetti, 2002). Понятно, что такие «жизненно важные» таксисы и тропизмы не только ничего не добавляли к психологии, но и превращали зоопсихологию в теолого-лингвистическую науку. Сторонники

теории тропизмов не остановились на уравнивании тропизмов животных и растений. Они успешно доказывали, что зрительное восприятие человека ничем не отличается от фототропизма инфузорий. Смысл этих доказательств состоял в поиске универсальной единицы поведения — «атома», который они называли тропизмом, или таксисом. Ж. Леб и его последователи считали, что, найдя некоторое количество универсальных единиц поведения, они смогут «вычислить» или «расчленить» любое сложное поведение животного и мышление человека.

Несмотря на все заблуждения и фантазии, сторонники таксиче-ской теории Ж. Леба были хорошими экспериментаторами. Работая на одноклеточных организмах, они привлекли огромное внимание к изучению их биологии и поведения. В многократно повторённых экспериментах было установлено такое интереснейшее свойство одноклеточных организмов, как привыкание. Эти эксперименты проводили на парамециях, которых предварительно приучали к определённой температуре, а затем помещали в ванночку с температурным градиентом. Оказалось, что оптимальной для парамеций является температура 24-28°С.

17

Рис. I-2. Микроскопические пресноводные организмы.

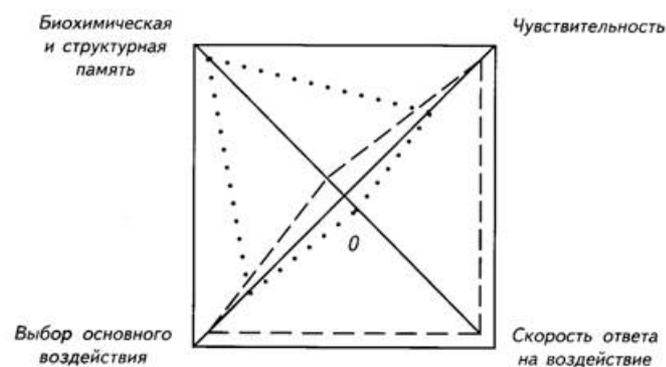


На уровне микроскопических размеров преимущества нервной системы почти незаметны, что позволяет одноклеточным успешно конкурировать с многоклеточными организмами, обладающими примитивной нервной системой, а-в — пресноводные гидры с диффузной нервной системой, а — гидра; б — гидра после прикосновения к ней; в — гидра в спокойном состоянии.

18

24

Рис. I-3. Донервная интеграция ответов на внешние воздействия у растений (точки) и свободноживущих простейших (пунктир).



Различия сводятся к скорости ответа на воздействие, которая зависит от размера тела. Скорость реакций высокая у простейших, но у растений есть структурная «память», сохраняющая результаты предыдущих воздействий. Площади образовавшихся полей могут рассматриваться как критерии оценки направлений адаптивности донервных организмов.

построена на биохимических внутриклеточных процессах. Это делает невозможным использование механизмов индивидуального научения. Следовательно, основным принципом донервного взаимодействия с внешней средой является общая клеточная чувствительность, которая имеет избирательный характер. Общая клеточная чувствительность построена на трёх различных рецепторных механизмах: механочувствительности, хемочувствительности и электромагнитной рецепции. Однако эти условные «сенсорные варианты восприятия мира» далеко не равноценны. Надо подчеркнуть, что иллюзию осознанности поведения одноклеточных формирует скорость ответа на неспецифические влияния. Основные различия построены на скорости реакции при внешнем воздействии на организм. Если организм по сравнению с нами маленький и реагирует быстро, то нам кажется, что реакции осознанны и сходны с поведением животных, имеющих нервную систему. Отсутствие оперативной индивидуальной памяти компенсируется генетически детерминированными реакциями или направленным морфогенезом. Если бы растения и простейшие располагали индивидуальной памятью, они были бы самыми опасными существами на планете. К нашему счастью, для этого нужна нервная система.

25

Зачем нужна нервная система?

Нервная система нужна не всем. Она не нужна тем, кто будет тысячелетиями неподвижен. Их «быстрый ответ» на внешние воздействия растягивается на десятки лет, им не надо ни быстрой реакции, ни мгновенной перестройки организма. Растения решили свои проблемы при помощи автотрофности, размера и времени жизни. Существует и другой вариант жизни без нервной системы. Можно поселиться в чудесном месте, где много пищи, организм защищен и согрет. Жизнь солитёра вполне соответствует этим требованиям. Солитёр и растения не обладают нервной системой. У растений нервной системы никогда не было, а у солитёра она полностью редуцирована. В обоих случаях её функции выполняют отдельные клетки, обладающие химической, электромагнитной и механической чувствительностью. Действительно, в оптимальных условиях питания и размножения нервная система вообще не нужна. Однако завидная для многих приматов судьба паразитических червей скорее исключение, чем правило в животном мире. Для большинства организмов окружающий мир слишком нестабилен и требует постоянного приспособления к нему. Адаптация к изменяющимся условиям должна быть генерализованной и охватывать все структуры организма. Таким органом быстрого и интегрированного реагирования стала нервная система.

Нервная система нужна тем, кто быстро двигается, активно вступает в контакт с разнообразными условиями внешнего мира и вынужден постоянно приспосабливаться. Быстротечный конформизм — причина формирования нервной системы. Действительно, нервная система малоподвижных организмов окажется невероятно упрощённой по сравнению с нервной системой активных животных. Актинии, ас-цидии, малоподвижные моллюски с крупными раковинами, коралловые полипы и многие другие животные имеют несложную нервную систему (рис. 1-4, а). У животных, прикрепленных к конкретному месту и занимающихся фильтрацией или захватом проплывающей пищи, очень простые задачи. Первая — рецепция пищевого объекта, вторая — его захват и переваривание. Для этого достаточно простых контактных рецепторов и органов удержания пищи, что, собственно, мы и видим у свободноживущих гидр и полипов. Их диффузная нервная система имеет небольшое окологлоточное нервное кольцо, которое и интегрирует несложные рефлексы.

Тем не менее эти простые реакции протекают на несколько порядков быстрее, чем морфогенетические перестройки тела у растений

26

27

Они могут не только реагировать на различные воздействия, но и генерировать электрические сигналы. Импульсы формируются в аксонных холмиках и передаются по аксонам нейронов на значительные расстояния (см. рис. 1-4, б). Скорость проведения такого импульса может составлять от 0,13 м/с у актиний до 120 м/с в А-волокнах у человека. Генерация электрических сигналов и их распространение по поверхности мембраны нейронов — фундаментальное свойство нервной ткани животных. Однако при незначительном размере нейронов необходимо передавать этот сигнал от одной клетки к другой. Это было обеспечено увеличением размеров нервных клеток и их отростков. Нервные клетки имеют размер от

нескольких микрон до нескольких метров. Самые большие клетки обнаружены в моторных отделах спинного мозга китообразных. Нейроны — самые крупные клетки животных, передающие информацию со скоростью около 400 000 км/ч.

§ 3. Функциональная организация нервной системы

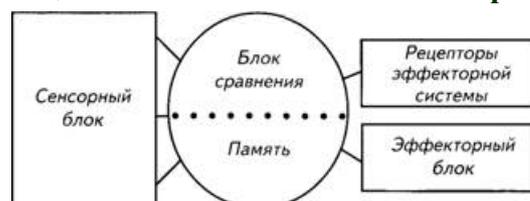
Нервная система необходима для быстрой интеграции активности различных органов многоклеточного животного. Иначе говоря, объединение нейронов представляет собой систему для эффективного использования сиюминутного индивидуального опыта. Однако персональную опытность нужно как-то получить, причём довольно быстро. Скорость получения информации определяет её ценность. Чем «свежее» и точнее информация, тем адекватнее можно на неё среагировать. Для быстрого получения дифференцированных сведений о внешнем мире нужны специальные чувствительные органы или сенсорные системы. Эти сенсорные органы не могут существовать сами по себе. Следовательно, нервная система необходима для дифференциации и сравнения внешних сигналов от разных источников. Эти источники возникли из неспецифической чувствительности любой живой клетки, но постепенно специализировались.

В основе работы самых разных органов чувств лежат те же три рецепторных принципа, известных для растений и простейших: химическая, физическая и электромагнитная чувствительность мембран. Из этих трёх источников внешних сигналов организм животных создал огромное разнообразие органов чувств. Механочувствительность реализуется в виде слуха, органов боковой линии, гравитационного или терморепристора. Химическая чувствительность может быть представлена дистантным обонянием или контактным органом вкуса, осморепристором или рецептором парциального давления кислорода. Чувствительность к электромагнитным волнам обусловлена рецепторами внешних или собственных полей, светочувствительностью либо способностью воспринимать магнитные поля планеты и Солнца.

28

32

Рис. 1-5. Функциональные блоки сложной нервной системы.



В архитектуре схемы учтены разнообразные органы чувств, системы сравнения одномоментной информации и её сопоставления с предыдущим опытом, который хранится в памяти. Появление памяти и рецепторов эффекторной системы является новым этапом эволюции нервной системы. Эффекторный блок включает в себя железы, изменение концентрации нейрорганов и мышечные ответы. Контроль за состоянием эффекторных органов достигается рецепторами эффекторной системы.

Такие эксперименты демонстрируют принципиальные отличия животных, обладающих памятью, от существ, не имеющих никаких способов сохранять информацию о внешнем мире и о себе. Память обременительна. Её надо энергетически поддерживать, «бесполезно» тратя энергию организма. Память о явлении может пригодиться, а может никогда не понадобиться. Следовательно, роскошная возможность что-либо запомнить — удел весьма «состоятельных» животных. Только сравнение разнородных сигналов с прошлым опытом позволяет сделать адекватный поведенческий выбор. Этими свойствами и обладает нервная система. Она нужна животным с высоким метаболизмом, активно адаптирующимся к внешней среде, использующим различные органы чувств, хранящим и сравнивающим свой индивидуальный опыт. Нервная система позволила увеличить скорость реагирования на внешние раздражители и повысить эффективность адаптивных реакций. Животные с нервной системой смогли обходиться обратимыми физиологическими процессами для адаптации, которые не требовали морфологической перестройки организма. Однако, получив эти преимущества, обладатели нервной системы столкнулись с новыми и неожиданными проблемами.

33

Энергетическая цена и размеры мозга

Одной из важнейших проблем, с которой сталкивается обладатель нервной системы, — биологическая стоимость этого замечательного органа. Насколько интегративные функции нервной системы окупают затраты на её содержание? Этот вопрос является ключевым в понимании направления и основных путей эволюции нервной системы животных. Абсолютные размеры мозга коррелируют с затратами на его содержание, а относительные — с долей энергетических затрат всего организма. В связи с этим логично рассматривать энергетические затраты организма на нервную систему и её размеры параллельно. По устоявшейся, но необъяснимой традиции под размерами нервной системы понимают массу головного мозга (рис. 1-6). Относительную массу вычисляют как отношение массы мозга к массе тела. Исходя из этих соотношений, определяют уровень обмена и соответствующую долю энергетических затрат на содержание

нервной системы. В этих пропорциях, как правило, остаётся неучтённой масса спинного мозга, периферических ганглиев и нервов. Они так же, как и мозг, потребляют кислород и питательные вещества; общая масса спинного мозга и периферической нервной системы может существенно превышать массу головного мозга. Достаточно посмотреть на центральную нервную систему лягушки или змеи (рис. 1-7, а, г). Если добавить к спинному и головному мозгу массу периферической нервной системы, то общее количество нервной ткани будет в несколько раз больше, чем мы привыкли считать.

35

Рис. I-7. Сравнительные размеры спинного и головного мозга у животных различных групп.

Головной и спинной мозг почти равны по массе у лягушки (а); у зелёной мартышки и игрунки масса головного мозга намного превышает массу спинного (б, в). Спинной мозг змеи по размерам и массе во много раз превышает головной мозг (г).



Приматы (мелкие)	1/40
Полёвка (мышь)	1/47
Человек	1/50
Бурузубка	1/50
Домашняя кошка	1/80

36

40

созданное разнообразие. Надо отметить, что у породистых собак относительная масса мозга почти в 2 раза меньше, чем у беспородных.

Существует индивидуальная изменчивость размеров мозга у различных видов в природе. В специальных исследованиях на 25 зайцах-русаках (*Lepus europaeus*), проведённых в Польше, показана существенная изменчивость мозга. При средней массе мозга 15,3 г были найдены особи с мозгом массой 12 и 17 г. Известны вариации в массе мозга у приматов, хищных, копытных и сумчатых; они обычно не превышают 20-24%. Сходная изменчивость обнаружена и в массе мозга птиц, которые обитают в Европе и Америке (Lefebvre *et al.*, 1997).

§ 5. Энергетические расходы нервной системы

Сопоставив размеры мозга и размеры тела животных, легко установить закономерность, по которой увеличение размеров тела чётко коррелирует с увеличением размеров мозга (см. табл. 1; табл. 3). Однако мозг является только частью нервной системы и не может рассматриваться отдельно от спинного мозга и периферической нервной системы. Масса одного мозга очень условно отражает энергетические затраты организма. Баланс между затратами на работу и приобретёнными результатами составляет суть работы

нервной системы и затрагивает краеугольные принципы организации мозга, которые определили эволюцию нервной системы и стратегий поведения.

Общий баланс энергетических затрат складывается из нескольких компонентов. Рассмотрим компоненты нервной системы, которые постоянно находятся в активном состоянии. К ним ОТНОСЯТСЯ все периферические отделы, поддерживающие тонус мускулатуры, контролирующие дыхание, пищеварение, кровообращение и т. д. Понятно, что отключение одной из таких систем приведёт к гибели организма. Нагрузка на эти системы постоянна, но не стабильна. Она меняется в зависимости от поведения. Если животное начинает питаться, то активность пищеварительной системы возрастает и расходы на содержание её нервного аппарата увеличиваются. Аналогично повышаются расходы на иннервацию и контроль за скелетной мускулатурой, если животное активно. Колебания этих энергозатрат относительно невелики, так как тонус мускулатуры или активность кишечника организм вынужден поддерживать и в состоянии покоя. Следовательно, работа периферических систем требует постоянных затрат, которые возрастают с повышением активности организма.

Совершенно иная ситуация складывается с энергетическими затратами головного мозга. Головной мозг всегда активен независимо от состояния организма. Это связано с фундаментальными свойствами

41

47

Таблица 4. Отношение массы головного мозга к массе спинного мозга

Вид	Головной мозг/ спинной мозг
Пятнистая саламандра (хвостатые амфибии)	0,9
Травяная лягушка (бесхвостые амфибии)	1
Бык (млекопитающие)	1,5
Карп (костные рыбы)	2
Петух (птицы)	2
Кролик (млекопитающие)	2
Броненосец (млекопитающие)	2,8
Ёж (млекопитающие)	4
Кошка (млекопитающие)	4
Летучая мышь (млекопитающие)	6
Макака (млекопитающие)	8
Дельфин (млекопитающие)	18-23
Человек (млекопитающие)	26

механизмами принятия быстрых и адекватных решений. Активное регулируется более активным. Мозг должен работать с заметным опережением складывающейся ситуации, от этого зависят выживание и успех конкретного вида. Однако повышение метаболизма мозга приводит к неизбежному возрастанию затрат на его содержание. Возникает замкнутый круг: теплокровность требует усиления обмена, которое может быть достигнуто ещё большим повышением метаболизма нервной системы. Иначе говоря, успех теплокровных напрямую зависит от эффективности работы нервной системы. В реальной ситуации эта связь не столь прямолинейна, но общая тенденция сохраняется практически всегда.

Для теплокровных животных размер тела становится критичным. Небольшие животные вынуждены постоянно решать основную, но не единственную задачу — искать пищу. Мелкие насекомоядные съедают ежедневно огромное количество пищи. Бурозубка ежедневно потребляет пищи в несколько раз больше массы собственного тела. В похожей ситуации находятся мелкие летучие мыши и птицы. У многих небольших животных возникли механизмы защиты организма от перерасхода энергии — торпидность. В этом состоянии колибри снижают метаболизм, частоту дыхания и температуру тела. На несколько часов животное впадает в своеобразную спячку, которая нужна для ЭКОНОМИИ энергии. Иначе говоря, мелкие теплокровные могут находиться в

48

49

(*Thalarctos marinus*) — 1/250, льва (*Panthera leo*) — 1/300, тапира (*Tapirus americanus*) — 1/500 и гиппопотама (*Hippopotamus amphibius*) — 1/1500. При увеличении массы тела доля нервной системы как отдельного органа существенно падает. Вместе с уменьшением относительных размеров нервной системы снижается и доля потребляемой ею энергии. В связи с этим крупное животное с большим мозгом находится в более благоприятном положении, чем небольшое. Для маленьких «головастиков» неизбежны переход на высококалорийную пищу и повышенный уровень метаболизма. Энергетические затраты на содержание мозга складываются из потребления кислорода, питательных веществ и поддержания водно-солевого баланса.

§ 6. Потребление мозгом кислорода

Совершенно неверно связывать интенсивность метаболизма мозга с общим потреблением кислорода организмом (Шмидт-Ниельсен, 1982). Действительно, у землеройки потребление кислорода на 1 кг массы тела составляет 7,4 л/ч, а у слона — 0,07 л/ч. Однако это общее потребление кислорода, которое различается на порядки в разных частях тела как слона, так и буроzubки. Более того, у животных с разной биологией величина потребления кислорода одинаковыми органами тела также значительно различается. Представления о пропорциональном размерам тела изменении потребления кислорода мозгом остаются странным заблуждением. Если у любого млекопитающего потребление кислорода мозгом становится меньше 12,6 л/(кг·ч), наступает смерть. При таком уровне кислорода мозг может сохранять активность только 10-15 с. Через 30-120 с угасает рефлекторная активность, а спустя 5-6 мин начинается гибель нейронов. Иначе говоря, собственных ресурсов у нервной ткани практически нет. Ни у землеройки, ни тем более у слона не было бы никаких шансов выжить, если бы потребление кислорода мозгом не обеспечивалось специальными механизмами. Мозг получает кислород, воду с растворами электролитов и питательные вещества по законам, не имеющим никакого отношения к интенсивности метаболизма других органов. Величины потребления всех «расходных» компонентов относительно стабильны и не могут быть ниже определённого уровня, который обеспечивает функциональную активность мозга.

Надо отметить, что мозг часто оказывает решающее влияние на метаболизм всего животного. Энергопотребление мозга не может быть ниже определённой величины. Обеспечение этого уровня достигается в разных систематических группах изменением скорости кровообращения в сосудах нервной системы. Причиной этих различий являются изменения числа капилляров в 1 мм³ ткани мозга. Конечно, в разных

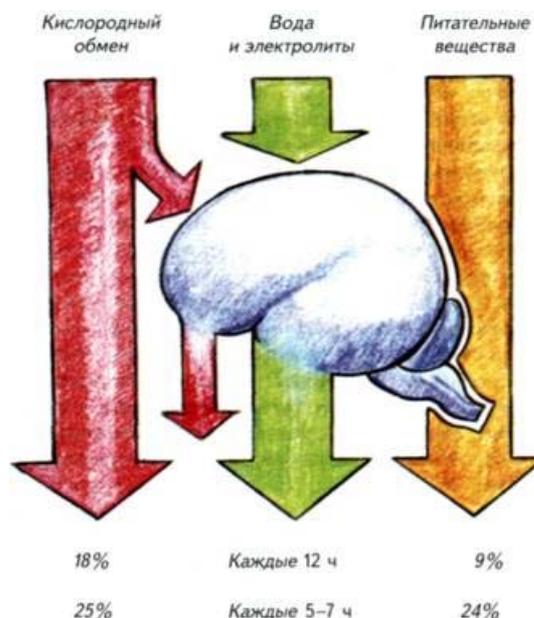
50

52

инстинктивен, а энергетические проблемы его содержания ставят непреодолимые барьеры для развития индивидуального поведения. На индивидуальном уровне может возникнуть только варибельность применения врождённых программ поведения.

Рис. I-8. Обменные процессы в головном мозге приматов.

В метаболизме нервной системы можно выделить три основных динамических процесса: обмен кислорода и углекислого газа, потребление органических веществ и выделение продуктов катаболизма, обмен воды и растворов электролитов. Доля потребления этих веществ мозгом человека указана в нижней части. Обмен воды и растворов электролитов вычисляется как время прохождения всей воды организма через мозг. Верхняя строка — пассивное состояние, нижняя — напряжённая работа нервной системы.



53

54

Привилегированность нервной системы

Нервная система многих животных (и особенно у млекопитающих) обладает одним свойством, которое ставит её в исключительное положение. Это свойство связано с её изолированностью от остального организма. Будучи основным механизмом интеграции работы внутренних органов и основой поведения, она является «инородным телом» для собственного организма. Иммунная система рассматривает нервную систему примерно как занозу. Если иммунная система «добирается» до мозга, то начинаются тяжёлые аутоиммунные процессы, малосовместимые с жизнью.

Возникает парадоксальная ситуация. Нервная система потребляет огромную часть кислорода и питательных веществ всего организма, которую получает через кровь. Одновременно она должна быть тщательно изолирована от кровеносной системы, поскольку рассматривается клетками иммунной системы как инородный объект.

С точки зрения биологической целесообразности видно явное противоречие. Основной интегрирующий орган не должен быть чужеродным для иммунной системы. Тем не менее это факт, которому довольно легко найти внятное объяснение. В головном мозге слишком много специализированных органических компонентов, которые больше нигде в организме не используются. Создавать в иммунной системе механизм их распознавания как «своих» клеток крайне сложно и неоправданно. Намного «дешевле» просто отделить нервную систему от всего остального организма. Этот принцип изоляции реализован в семенниках, яичниках и нервной системе. В самом общем виде изоляция нервной системы поддерживается при помощи гематоэнцефалического барьера, состоящего из нескольких типов специализированных клеток. Чтобы разобраться с изолированностью нервной системы от остального организма, надо рассмотреть элементарные принципы её строения.

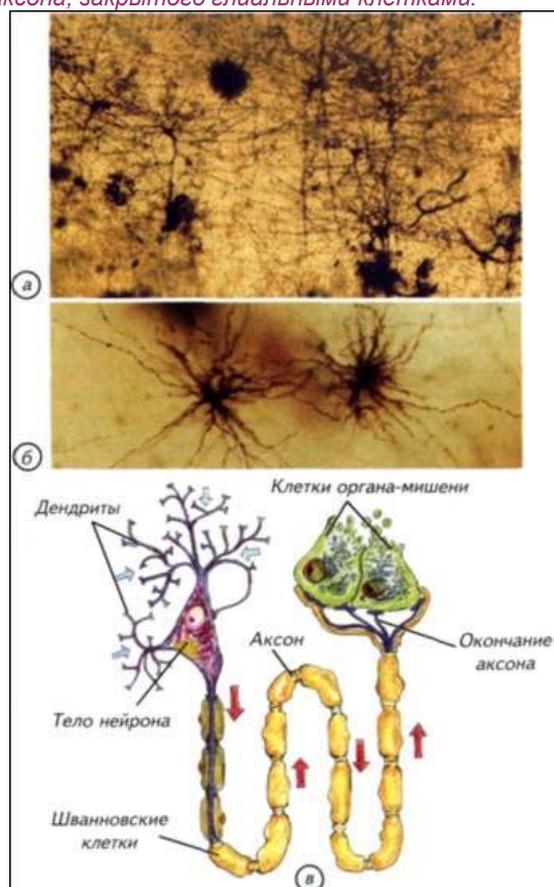
§ 7. Гематоэнцефалический барьер

Нервная ткань — это объединение специализированных клеток, которые воспринимают, обрабатывают, хранят и используют информацию о внешней среде и внутреннем состоянии организма. Этим функциям подчинено строение нервных клеток — нейронов. Нервные клетки имеют особенности, которые отличают их от других клеток организма (рис. I-9). Нейроны неодинаковы. Они различаются по размеру, форме ветвления дендритов и аксонов, выделению различных химических веществ и физиологической активности. Нейроны —

55

Рис. I-9. Строение нейронов и глиальных клеток.

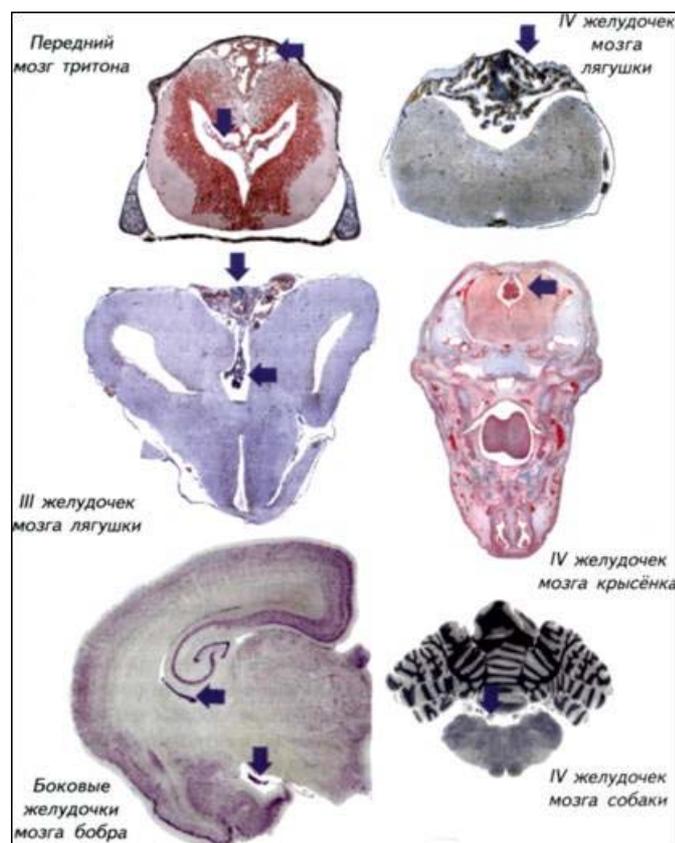
а — импрегнированные нейроны коры головного мозга человека. При такой окраске виден примерно 1 нейрон из 1000, что позволяет рассмотреть его отростки; *б* — глиальные клетки из мозга человека; *в* — строение нейрона и его аксона, закрытого глиальными клетками.



56

59

Рис. I-11. Срезы мозга и сосудистого сплетения (стрелки), расположенного в желудочках мозга различных позвоночных. Микрофотографии.



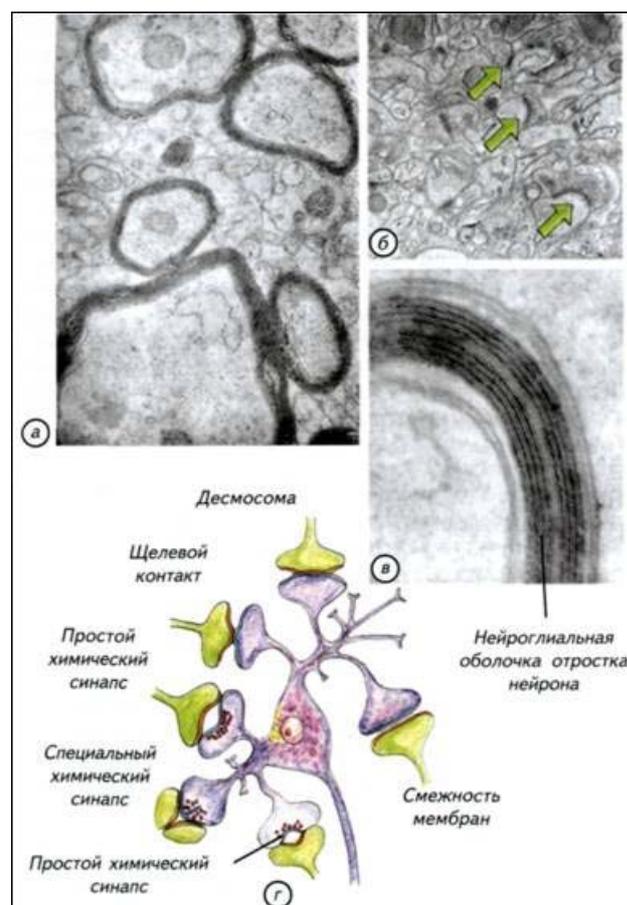
Спинномозговая жидкость фильтруется через эпендимные клетки нейтрального происхождения. При низком кровотоке проницаемость стенок сосудистого сплетения невысока, но его площадь очень большая. У млекопитающих при высоком давлении крови сосудистое сплетение имеет крайне небольшие размеры.

60
62

Рис. I-12. Оболочки отростков нервных клеток (а, в) и синапсов (б).

Электронные фотографии. Схема основных типов синаптических контактов нервных клеток (г). Синапсы и контакты увеличены.

Оболочки отростков нервных клеток изолируют зоны проведения сигналов и увеличивают скорость их передачи. Синапсы обозначены зелёными стрелками.



63

64

Взаимодействия между клетками

Нервные клетки взаимодействуют между собой и с остальными тканями организма. Обычно это прямой контакт. Нервное окончание получает информацию или передаёт её клеткам органа, но это не обязательно. Нервные клетки могут синтезировать гормоны, нейропептиды или другие соединения. Они выделяются в кровеносное русло и распространяются по гуморальным законам. Гормоны используются как генерализованные носители информации для управления всем организмом. Иногда они специфичны только для определённого органа-мишени, но в целом гормональная регуляция очень неспецифична и определяет только общую тенденцию в поведении. Выброс половых гормонов происходит под влиянием нервной системы, но их присутствие в организме в конечном счёте подчиняет себе и работу мозга. Мозг «вызывает их к жизни» и сам подчиняется им. Так, в период гона у копытных стратегически меняется поведенческая активность. Половые гормоны оказывают столь заметное влияние на мозг, что все другие формы поведения отходят на второй план или становятся подчинёнными. Достаточно попробовать плоды блестящей дрессировки любимого домашнего пса в присутствии течной суки.

В человеческом (приматном) сообществе действуют похожие законы. Весенняя гормональная активность преждевременно снимает шапки у мальчиков и оголяет коленки у девочек. Как правило, никакие «негормональные» доводы не действуют. Гормональная подчинённость нервной системы — это интеллектуальное горе человечества и гарантия его воспроизведения как биологического вида.

Размножаться, драться и добывать пищу лучше с использованием гормональной поддержки организма. Древние викинги грызли край щита, доводя до нужного уровня адреналина перед боем. Словесная перепалка на кухне вызывает выброс мобилизирующих гормонов, а через 10 мин становится ясно, как много веских слов и аргументов ещё не высказано. Следовательно, гормональные межклеточные взаимодействия, запускаемые нервной системой, хороши, но инертны, неадаптивны и не поддаются динамическому контролю. Трудно представить, что, собираясь отчаянно спорить, человек будет колоть себя шилом для гормональной мобилизации. Ещё менее вероятен волк, грызущий свой хвост для охотничьего возбуждения.

Для многих других видов гормональный контроль поведения позволяет просто статистически решать проблемы выживания. Для животных с выраженными генетическими программами поведения

65

69

процессы передачи сигналов происходят в нервной системе со скоростью, которая отражает динамику и продолжительность жизни организма. Скорость нервных процессов определяет активность животного и внутреннее восприятие времени.

Надо отметить, что передаваемая информация кодируется частотой, последовательностью и продолжительностью активности импульсов, что обеспечивает высокую точность переносимой информации. Эти информационные сигналы различаются не только по принципам кодировки, но и по источникам — типам нервных клеток. Существует морфологическая и физиологическая классификация нейронов. По ведущим функциям нейроны физиологически подразделяются на сенсорные (афферентные), моторные, или двигательные (эфферентные), вставочные (ассоциативные, соединяющие афферентные и эфферентные) и нейросекреторные (гормональные клетки нервной системы). Эти типы не абсолютно жёсткие, а каждая клетка отчасти обладает всеми перечисленными функциями.

§ 9. Синаптические контакты нервных клеток

Каждый нейрон способен воспринимать и передавать информацию. Он осуществляет это в специальных участках мембраны (см. рис. I-12). От тела нейрона обычно отходят одиночные аксоны, по которым нейрон передаёт потенциалы действия или градуальные сигналы. Кроме них, нейрон образует древовидные дендриты, которые являются основной зоной получения входящих сигналов. Однако и по дендритам нейрон может передавать сигналы другим клеткам. Как входящие, так и передаваемые нейроном сигналы проходят по специализированным участкам клеточной мембраны — синапсам. Количество синапсов существенно варьирует как у отдельных нейронов, так и у разных видов. Обычно синапсов бывает не менее 5000, а максимальное количество контактов может превышать 100 000. Синапсы различают по строению, типу передачи сигналов, используемому медиатору и физиологическому действию. В самом общем виде выделяют электрические и химические синапсы.

Электрические синапсы считаются наиболее простыми и несущими линейную информацию. Они позволяют клеткам непосредственно влиять друг на друга без участия посредников или специальных механизмов. Передача сигнала происходит просто через щелевой контакт — специальное место в мембране (см. рис. I-12). В этой зоне белковые молекулы образуют специальные цилиндры, пересекающие межклеточное пространство и позволяющие сигналу переходить от клетки к клетке. Передача сигнала осуществляется очень быстро, но иногда только в одном направлении. Эти сигналы эффективны для согласования однозначных

70

72

Уровни организации нервной ткани

Существует традиционное представление, что нервная система сложная или очень сложная. Однако сложная нервная система не столь недоступна для изучения, поскольку в её основе лежат те же принципы, что и в основе простой. Элементарным звеном нервной системы является нейрон, о котором уже говорилось. Нейрон — это специализированная клетка, которая способна получать, перерабатывать, хранить и передавать информацию. Однако нейрон, «вырванный» из своего окружения, не способен управлять поведением. Для создания хоть какого-нибудь поведения, отличающегося от физиологических реакций клеток растений, необходимо некоторое количество нейронов. Исследования простых нервных систем у круглых червей показали, что минимальная нервная система состоит из 30-100 нейронов. От такой сети уже можно ожидать реакций, напоминающих поведение более сложно организованных животных. Важно отметить, что даже при равном числе клеток существенные отличия в поведении возникают при особенностях морфологической компоновки нервной системы. Нейронам небезразлично, как они «организованы» и где «лежат» в организме. От этого зависит, как будет обрабатываться информация и насколько эффективно будет адаптироваться организм к изменяющимся условиям среды.

§ 10. Типы объединения нервных клеток

Нервные клетки объединены в нервные системы различным образом. В простейшем случае эти элементы распределены вполне равномерно по всему телу животного или по большей его части (Anderson, 1990). Равномерное распределение нервных клеток обычно называют диффузной нервной системой. Самым известным животным с такой нервной системой является пресноводная гидра, которая может неспецифически реагировать на любое раздражение — сжиматься (см. рис. I-2). Её диффузная нервная сеть крайне проста по структуре и архаична по происхождению. По-видимому, это филогенетически самый древний способ объединения отдельных нервных клеток: клетки расположены равномерно по телу или органу животного и снабжены немногочисленными отростками, объединяющими нейроны в общую сеть (рис. I-13). Выделенных и протяжённых волокон в такой сети нет, а отростки клеток связывают только соседние нейроны. В сеть входят отростки, идущие от воспринимающих клеток эпителия или от рецепторов, а из сети отходят двигательные волокна, оканчивающиеся на поверхности мышечных клеток (см. рис. I-13).

73

Рис. I-13. Основные структурные уровни организации головного мозга, ганглиев и периферической нервной системы.

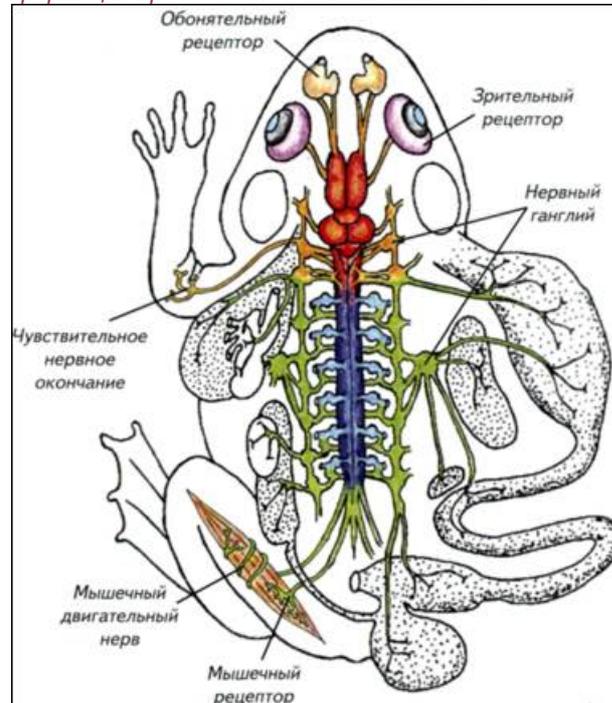
Самый простой уровень — одиночная нервная клетка, которая может как рецептировать, так и генерировать сигналы. Такие клетки способны объединяться в системы с разделением функций (I). Более сложным вариантом являются ганглиозные скопления тел нервных клеток (II). Формирование

ядер (III) или (слоистых) стратифицированных структур (IV) является наиболее сложным уровнем морфологической дифференцировки нервной системы.

75

Рис. I-14. Основные центры нервной системы позвоночных на примере лягушки.

Головной мозг окрашен в красный цвет, а спинной — в синий. Вместе они составляют центральную нервную систему. Периферические ганглии — зелёные, головные нервы — оранжевые, а спинальные чувствительные ганглии — голубые. Взаимодействие центров осуществляется в результате постоянного обмена информацией между внешними и внутренними рецепторными системами. Обобщение и сравнение информации происходят в головном мозге.



76

79

Рис. I-15. Гистологическое строение нервной системы позвоночных и беспозвоночных.

Ганглии нервной системы имеют общий план строения как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных.

а — подглоточный ганглий речного рака; б — головные ганглии таракана; в — срез через головной мозг хорька; г — спинной мозг домовой мыши; д — ганглии дорсальных рогов спинного мозга мышонка. Срезы а, г, д окрашены по Маллори, б, в — по Ниссля.

81

Рис I-16. Основные тенденции усложнения структурной организации нервной системы.

Синими стрелками обозначен условный этап появления нервных клеток, красными — основной путь церебрализации беспозвоночных, а зелёными — позвоночных животных. В обоих случаях наиболее сложная нервная система организована по ганглиозно-ядерно-корковому типу. Основными отличиями позвоночных являются больший размер мозга, наличие мозговых желудочков и замкнутое кровообращение.

86

Органы чувств и эффекторные системы

Нервная система возникла как способ быстрой адаптации организма к изменению внешней, а затем и внутренней среды, поэтому источники информации об этих изменениях эволюционировали вместе с мозгом. Первоначально, как указывалось ранее, клеточные предшественники нервной системы были однотипны. Они отличались от окружающих клеток только способностью быстрее проводить сигналы, что и выделило их в самостоятельную и быстродействующую нервную систему. Однако реакции на внешние раздражители становятся совершеннее при точном распознавании источника воздействия. Чем лучше идентифицирован раздражитель, тем адекватнее будет ответ организма. Можно сформулировать основные требования к распознаванию сигналов, которые лежат в основе возникновения и эволюции органов чувств.

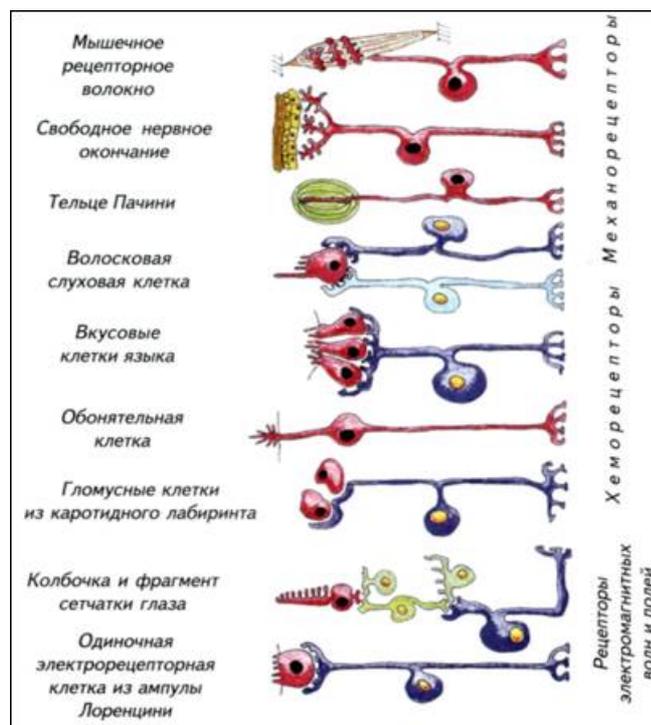
1. **Различение типа и природы воздействия.** Органы чувств должны определять природу воздействия. Она может быть химической, механической и электромагнитной. Этими свойствами в определённой степени обладают любые живые клетки.
 2. **Величина воздействия.** Рецепторный аппарат должен определять величину воздействия. Чем шире диапазон чувствительности, тем точнее будет реакция организма.
 3. **Получение контактной и дистантной информации.** Если понадобится, органы чувств должны получать информацию на расстоянии от предмета. Чем больше дистанция эффективной работы сенсорной системы, тем больше шансов у животного подготовиться к реальному контакту с объектом или избежать его.
 4. **Работа внешних органов чувств должна постоянно сопоставляться с работой внутренних систем организма.** Для такого сравнения необходимы специальные центры, где можно было бы сравнить информацию из внешней и внутренней среды. Иначе говоря, внутренние рецепторные системы оказывают не меньшее, а часто и большее влияние на выбор конкретной формы поведения.
- На заре возникновения многоклеточных организмов одинаковые клетки первичной нервной системы не различались по возможностям. Они могли воспринимать одни и те же сигналы с одинаковой интенсивностью. При повышении требований к точности рецепции проблема может решаться двумя путями. В самом простом случае это увеличение количества и повышение чувствительности универсальных рецепторных клеток нервной системы. При этом никаких принципиальных изменений

87

89

Рис. I-17. Примеры строения некоторых дистантных и контактных рецепторов нервной системы позвоночных.

Непосредственно рецептировать и передавать сигналы в нервную систему могут только первичночувствующие клетки (обонятельные клетки и свободные нервные окончания). Как правило, эти функции разделены между разными типами нервных клеток. Красным цветом отмечены рецептирующие клетки, зелёным и синим — передающие нейроны. Высокая чувствительность часто связана с модуляцией сигнала, проходящего через рецепторную клетку. Волосковые клетки получают входной сигнал по эфферентному волокну (голубая клетка), а его считывание происходит при помощи афферентной клетки, которая в ганглии сравнивает разницу между посланным и возвратившимся сигналами.



90

91

Рис. I-18. Гистологические срезы через тело личинки (головастика) лягушки и различные органы чувств.

а — горизонтальный срез через тело головастика (показано в верхнем правом углу); б — срез через обонятельный мешок; в — срез через сетчатку и хрусталик глаза; г — поперечный срез через участок внутреннего уха.

92

Описанным способом работают фоторецепторные клетки глаза и пинеального комплекса гипоталамуса. Однако существует несколько специализированных электрорецепторов, которые воспринимают электромагнитные волны не в световом диапазоне. К ним относят этмоидные органы термочувствительности некоторых змей и ампулярные электрорецепторные органы рыб. Инфракрасный диапазон используется вторичночувствующими клетками змей для нахождения теплокровных жертв.

Ампулами Лоренцини рыбы рецептируют изменения напряжённости электромагнитного поля, которое создают другие организмы. Электро-рецепция известна не только у пластиножаберных и костных рыб. Среди амниот такой способностью наделены некоторые птицы и утконос. Интересно, что рецептируемая напряжённость поля одинакова у рыб и утконоса. Однако поведенческая реакция проявляется у утконоса при раздражении в 10 раз слабее, чем у рыб. Существуют косвенные свидетельства возможности рецепции дельфинами электромагнитного поля Земли. Эту способность связывают с присутствием в нейронах и мозговых оболочках ряда органических соединений, которые могут менять ориентацию даже в слабых электромагнитных полях.

Следует подчеркнуть, что в самой центральной нервной системе нет никаких специализированных рецепторов, хотя клетки многих отделов мозга реагируют на изменение концентрации гормонов в крови. Прямое оперативное вмешательство на мозге не вызывает болевых ощущений. Несколько иная ситуация с парасимпатическими ганглиями, расположенными в непосредственной близости от внутренних органов. За последние годы накопилось немало свидетельств о существовании специализированных свободных нервных окончаний, иннервирующих нейроны, находящиеся в периферических парасимпатических ганглиях.

Несмотря на глубокие различия между позвоночными и беспозвоночными животными, мозговое представительство органов чувств построено по общему принципу (рис. I-19). Каждый специализированный орган чувств представлен в головном мозге скоплением клеток, которые обрабатывают поступающие сигналы и сравнивают их с активностью других органов чувств. Чем сложнее рецепторная система и чем большую роль в жизни животного она играет, тем морфологически выраженнее представительство данного органа чувств в головном мозге. Морфологическая структура мозга как позвоночных, так и беспозвоночных является своеобразным зеркалом их способности воспринимать мир.

Однако никакой поведенческой адаптации животных к внешней среде без развитой и быстро работающей эффекторной системы

93

Рис. I-19. Организация головного мозга позвоночного (акулы) и головных ганглиев беспозвоночного (насекомые).

Сходные анализаторные системы окрашены в идентичные цвета. а — *позвоночное*; б — *насекомое*. Несмотря на глубокие морфологические различия в эволюционных стратегиях становления головных отделов нервной системы, обе конструкции имеют множество общих черт. Обработка информации от анализаторов разделена в специализированных структурах головных ганглиев и головного мозга, а ассоциативные системы обособлены и часто стратифицированы.

94

представить невозможно. Если бы животные и человек могли воздействовать на окружающий мир «силой мысли», то в мясистой филейной части не было бы нужды. Даже самая великолепная мысль не может вырваться из мозга самостоятельно. Она доходит до человечества только через сокращение мускулатуры языка и конечностей. В связи с этим эффекторный аппарат управления организмом следует рассмотреть несколько подробнее.

§ 14. Эффекторные системы

В основе эффекторных систем лежит всё та же способность клеток воспринимать сигналы химической, механической и электромагнитной природы. Однако источником этих сигналов становится не внешняя среда, а сама нервная система. Внутренние органы и скелетная мускулатура получают управляющие сигналы от нервной системы или её посредников. Изменение состояния этих эффекторных систем приводит к физической модификации наблюдаемого поведения. Надо отметить, что у животных и человека нет переизбытка вариантов воздействия на внешнюю среду. Эффекторные системы включают в себя несколько компонентов. Основным реальным способом воздействия на внешний мир является механическая активность животного. Этот непосредственный эффекторный механизм построен на различных вариантах деформации тела. Тело можно перемещать в пространстве по гидродинамическим законам, как это делают кальмары, выбрасывая порции воды из-под мантии. Неплохой вариант аппарата движения представляют гидростатические амбулакральные ножки, которые используют морские звёзды. Однако основной способ двигательной активности у животных связан с сокращением мускулатуры.

Скелетная мускулатура состоит из нескольких типов поперечнополосатых мышц, которые различаются по величине, продолжительности усилий и типу метаболизма. Поперечная исчерченность этих мышц обусловлена упорядоченным расположением слоёв актиновых и миозиновых филаментов. Филаменты способны к движению относительно друг друга с затратой энергии, что и является основой механической активности мышц. Сходное строение имеет и сердечная мышца, но между её клетками расположены электрические соединения. Они позволяют распространяться электрическому току от клетки к клетке.

В скелетной мускулатуре обычно выделяют тонические, медленные и быстрые фазические волокна. Тонические мышечные волокна не могут совершать одиночных сокращений и сокращаются медленно. Их

сокращение полностью контролируется нервными импульсами мотонейронов. Эти мышцы распространены у амфибий,

95

97

Рис. I-20. Эффекторные системы организма позвоночных.

а — эффекторные нервные волокна управляют работой клеток гладкой и поперечнополосатой мускулатуры, наружных секреторных систем и желёз внутренней секреции; б — в покровах многих первичноводных позвоночных расположены пигментные клетки, которые меняют окраску животного в зависимости от окружающей среды. Эти клетки имеют центральную нервную регуляцию, а управляющий центр связан со зрительной системой животного.

98

Память и забывание

Природа памяти остаётся одной из самых излюбленных тем для «физиологических» фантазий. Тема столь популярная и доступная для натурфилософских и умозрительных рассуждений, что мимо неё не прошёл ни один популярный мыслитель. Надо отметить, что и подходы к решению проблемы памяти были столь же общественно популярны, сколь далеки от реальности. В соответствии с модой времени предлагались нематериальные формы памяти, которые прекрасно агрегировались с душой. При этом память легко заселялась в тело или «удирала» из него в зависимости от теологической оценки поведения человека. Начиная с XIX в. память пытались объяснять более или менее реальными химическими или физиологическими процессами.

До настоящего времени распространены биохимические модели запоминания. Они особенно расцвели после открытия структуры ДНК в эпоху начала молекулярно-биохимических исследований. Дело дошло

100

до того, что были предложены экспериментальные «доказательства» существования «белковых молекул памяти». На них, как на популярную в те времена аудиоленту, записывалась некая информация о событиях. Затем она прокручивалась, расшифровывалась и проявлялась в сигналах нейронов. Следовательно, достаточно ввести необученным животным «белки памяти» от обученных, как они начнут решать сложные задачи, что, собственно, и было сделано.

Прошедших обучение планарий («отличников») разрезали на кусочки и скармливали ничего не ведавшим собратьям. «Неучёных» каннибалов запустили в незнакомый лабиринт, где они проявили сноровку своего учёного обеда. Этот эксперимент стал широко известен, так как полностью соответствовал страстному увлечению биохимической природой памяти.

Понятно, что недостоверность результатов была быстро установлена. Попытка приёма внутрь «информационных» молекул, которые будут разрушены пищеварительными ферментами, выглядит, как анекдот. Тем не менее подобные странноватые эксперименты регулярно обсуждаются до настоящего времени. В неявной форме туманные рассуждения о РНК-глиальных взаимодействиях как хранилище памяти неких информационных нейропептидов, соматических носителях памяти и особых информационных колебаниях регулярно возникают в литературе.

Трудно не согласиться с тем, что пассивное (энергонезатратное) хранение любых записей на любом носителе дало бы мозгу огромные преимущества. Однако эти фантазии перечёркиваются печальным опытом клинической смерти человека. Примерно через 6 мин после начала клинической смерти из мозга начинают необратимо исчезать воспоминания, а через четверть часа о личных воспоминаниях говорить уже не приходится. Если бы память хранилась на каком-либо энергетически независимом носителе, то она бы могла восстановиться. Этого не происходит, что означает динамичность памяти и постоянные энергетические затраты на её поддержание. Проблемы механизмов памяти трактуют как некий круг широких и разнонаправленных процессов мозга, который понять, по-видимому, не дано. Столь приятный вывод стимулирует деятельность мозга и позволяет перечислить безусловный набор фактов, которые отражают существование или исчезновение памяти.

§ 15. Механизмы памяти

1. *Память — это функция нервных клеток.* При синдроме Корсакова, рассеянном склерозе, ишемической болезни мозга, когда дегенерируют нейроны, память исчезает.

101

103

Рис. I-21. Запоминание и забывание информации.

Кратковременная память образуется на основании уже имеющихся связей. Её появление обозначено оранжевыми стрелками на фрагменте б. По одним и тем же путям циркулируют сигналы, содержащие как старую (фиолетовые стрелки), так и новую (оранжевые стрелки) информацию. Это приводит к крайне затратному и кратковременному хранению новой информации на базе старых связей. Если она не важна, то энергетические затраты на её поддержание снижаются и происходит забывание. При

хранении «кратковременной», но ставшей нужной информации образуются новые физические связи между клетками по фрагментам а-б-в. Это приводит к долговременному запоминанию на основании использования вновь возникших связей (жёлтые стрелки). Если информация долго остаётся невостребованной, то она вытесняется другой информацией. При этом связи могут прерываться и происходит забывание по фрагментам в-б-а или в-а (голубые стрелки).

104

109

во вполне материальном виде. Забывание — биологически очень выгодный процесс. При исчезновении любого самого короткого информационного цикла происходит экономия на синтезе АТФ, медиаторов, мембран и на аксонном транспорте. Всё, что приводит к уменьшению энергетических расходов мозга, воспринимается как биологический успех. Мозг не «догадывается» об информационной ценности памяти. Он стремится экономить на её хранении. Ему безразлично, на что затрачивается энергия, главное — её количество, а не качество. Мозг стремится заставить весь организм экономить и делать стратегические запасы. Для мозга человека биологическое прошлое важнее любых социальных законов. Сколько ни стойте перед холодильником с разносолами, мозг никогда не «поверит», что завтра будет столько же еды. Он заставит организм набить желудок с большим запасом. С тем же обезьяньим упорством мозг человека стремится не расходовать энергию на затратное поддержание любой информации. Он с одинаковым удовольствием забудет и номер банковского счёта, и рекламный листок из почтового ящика. В связи с этим забывание любой информации происходит намного легче и приятнее, чем её запоминание.

Мышление

Исторически сложилось так, что мышление представляет собой почти философский вопрос. Если о механизмах памяти существуют хотя бы странные гипотезы, то о мышлении нет даже таких. О занятых умозрительных психолого-лингвистических фантазиях Юма, Милля и Спенсера уже достаточно сказано, чтобы не заниматься историей науки. Основная проблема столь незатейливого процесса, как мышление, связана с самими мыслителями, а не с существом дела. Стандартный подход исследователей мышления сводится к объяснению привычными понятиями свежесочинённых и менее привычных терминов. Туманные натурфилософские объяснения биологического смысла психологических понятий ещё более усиливают сомнения в компетенции упомянутых сочинителей. Суть надуманной философской проблемы мышления оформлена в виде неразрешимого «гносеологического вопроса». Неразрешимость достигнута противопоставлением двух теорий происхождения и организации мышления. По «рационалистической» теории, законы мышления абсолютно априорны. Они предшествуют опыту и являются базой для его осуществления. Мышление наследуется, его принципы неизменны. С другой, «эмпирической», точки зрения, законы мышления апостериорны. Все они вытекают из опыта и являются благоприобретёнными свойствами мозга. На самом

110

113

Рис. I-22. Головной мозг основных представителей позвоночных с латеральной поверхностью.

Основные отделы мозга обозначены одинаковым цветом. Красный цвет и крестообразная штриховка показывают расположение ассоциативных зон мозга.

114

мозга, хотя роль зрительных центров среднего мозга остаётся значительной. Только у млекопитающих ассоциативные центры сосредоточены в развитом неокортексе переднего мозга. Это стало возможно благодаря увеличению размеров мозга в целом и переднего мозга в частности. Избыток клеток в анализаторных и ассоциативных зонах дал огромные преимущества животным и существенно усложнил мышление.

§ 18. Биологические проблемы мышления

Обладатели крупного мозга становятся своеобразными заложниками его размеров. Нравится или не нравится животному, но в большом количестве нейрональных связей постоянно фиксируется повседневная информация о внешнем мире и внутреннем состоянии (рис. I-23). Чем больше мозг, тем разнообразнее информация и дольше она в нём хранится. Казалось бы, львы в стабильном прайде не отличаются высокой активностью. При самой пассивной форме поведения и увеличении продолжительности сна до 2/3 сут мозг всё равно продолжает активно работать. Он накапливает информацию и непрерывно образует новые связи между нейронами. Нейроны коры каждые 2-3 дня формируют новый синапс, а один раз в 1,5 мес — небольшую коллатераль. При этом примерно столько же старых связей разрушается. Иначе говоря, мозг непрерывно изменяет материальную базу нашего мышления. Даже полное бездействие в конце концов приведёт к формированию случайного набора нервных связей, который вызовет неожиданное и совершенно «немотивированное» поведение. На самом деле «мотивация» была, но она не связана с неким определённым индивидуальным опытом или конкретным событием.

Побуждение к действию возникло из-за вновь образованных межнейронных связей. Они случайно соединили разнообразные хранилища образов, слуховых стимулов, запахов и моторных навыков. Появилась донныне не существовавшая связь между явлениями, что побудило животное или человека к

формально «немотивированному» действию. Мозг с огромным количеством морфогенетически активных нейронов непрерывно создаёт новые связи. Он неизбежно будет накапливать и утрачивать различные сведения, а поведение станет произвольно меняться.

Хранение информации автоматически приводит к её сравнению со следующей порцией аналогичных сведений. Даже ежедневная информация об одном и том же пастбище и результатах поглощения травы различается у каждой конкретной коровы. Элементарное сравнение приводит её на поле с молодыми всходами, а не в сосновый лес.

115

Рис. I-23. Структурные механизмы принятия решения.

Допустим, что в памяти существуют три явления (стрелки), которые представлены в виде четырёхклеточных нейронных комплексов: а-в. В них хранится информация от трёх органов чувств: зрения, обоняния и вкуса. Каждый тип информации обозначен собственным цветом стрелок. Мозг пытается связать разнородную информацию, что приводит к перераспределению потока крови и образованию новых связей. Формируются связи внутри и между комплексами. Они позволяют сигналам одного комплекса переходить в поле другого и «сравниваться». Идентичность движения сигнала рассматривается как сходство явлений, что позволяет сопоставить активности различных органов чувств и связать события между собой. Это решение первичной задачи сравнения, а новые пути дают варибельность ответов. На основании интеграции движения сигналов возникает совершенно новая система связей (красные стрелки), которая является решением проблемы, известной как инсайт, или озарение — неожиданное решение возникшей проблемы.

116

Глава II. Возникновение нервных клеток и мозга



Причиной возникновения нервной системы стала низкая скорость получения информации о внешнем и внутреннем мире организма с донервной организацией. Его ткани состояли из клеток со сходной химической, электромагнитной и механической чувствительностью. Такой организм не мог оперативно получить дифференцированные сведения из внешнего мира и от собственного тела (Lipps, Signor, 1992). Решение проблемы без участия нервной системы было найдено растениями и одноклеточными животными, что разбиралось в главе I. Этот путь оказался биологически очень успешным и привёл к появлению процветающих групп организмов. Можно сказать, что растения и одноклеточные животные выиграли ничуть не меньше, чем животные с развитой нервной системой. Тем не менее нервная система возникла. Она давала одно, но огромное преимущество, которого невозможно достичь при помощи универсальных свойств неспециализированных клеток. Это увеличение скорости реакции организма на изменяющиеся внутренние и внешние условия. Как только нервная система позволила животным быстро адаптироваться к изменяющимся условиям, активно разыскивать пищу и половых партнёров, наступило время динамичной эволюции животного мира. Скорость решала почти все проблемы. Конкуренция за источники питания привела к появлению бесконечного разнообразия растительноядных организмов, но они сами были питательнее растений. Ещё более быстрые и эффективные хищники должны были обладать более совершенной нервной системой, чем травоядные. Это касалось как позвоночных, так и беспозвоночных

животных. Кто обладал эффективной нервной системой, тот быстрее поднимался на вершину пищевой цепочки, питаясь не грубой растительной пищей, а калорийными родственниками. В самом общем виде эта ситуация сохранилась и в социальных структурах высших приматов.

Преимущества и достоинства нервной системы вполне понятны. Причины её появления вполне логичны и не вызывают сомнения. Совершенно иная ситуация с вопросом о том, как это произошло. Нет ясного представления о механизмах появления первых нервных клеток. Почему они дифференцировались от других тканей и от чего возникли их уникальные свойства? Почему мозг позвоночных имеет 5 гомологичных отделов? Почему так различно поведение животных из одной систематической группы и так сходно у отдалённых видов? Как возникли и строились ассоциативные центры на различных структурных принципах? Эти

122

Происхождение нервных клеток

Происхождение нервных клеток в процессе эволюции животных довольно спорно. Существует несколько основных точек зрения на эту проблему. Наибольшее распространение получила точка зрения братьев Гертвигов (Hertwig, 1878). Их гипотеза состоит в том, что нервные и мышечные клетки происходят из эктодермального эпителия. Они возникают независимо друг от друга и вступают во взаимодействия уже вторично (рис. II-1, а-в). В соответствии с гипотезой Гертвигов источником всех нервных клеток является первичная чувствительная клетка, возникшая из эктодермы и получившая возможность воспринимать раздражения, генерировать и проводить возбуждение. Специализированные отростки этих клеток вступают в связь с независимо возникшими мышечными клетками. По мнению авторов этой гипотезы, мышечные волокна возникли из клеток, сходных с эпителиально-мышечными клетками кишечнополостных. Такой простейший нервно-мышечный комплекс развивается по пути дифференциации нервного аппарата, что приводит к возникновению вставочных нейронов или ганглиев (см. рис. II-1, в). Нервная система подразделяется на чувствительные клетки, лежащие в эктодерме, и вставочные нейроны, обладающие интегративной функцией. Вставочные нейроны являются предвестниками централизации обработки сенсорной информации и возникновения мозга. На выходе расположены эффекторные нейроны, иннервирующие мышцы и железы.

Другая точка зрения на происхождение нервных клеток сформировалась в работах Клейненберга и Заварзина (Kleinenberg, 1872; Заварзин, 1950). Её суть сводится к тому, что нервная и мышечная системы рассматриваются как «единое и нераздельное целое».

123

Рис. II-1. Две гипотезы происхождения нервных и мышечных клеток.

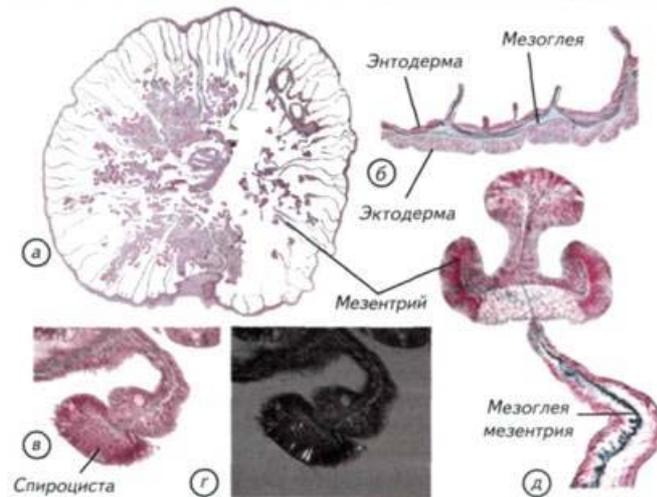
а-в — гипотеза братьев Гертвигов; г-е — гипотеза Клейненберга-Заварзина. По гипотезе Гертвигов нервные и мышечные клетки происходят независимо из эктодермы, а затем объединяются в нервно-мышечный комплекс. По представлениям Клейненберга-Заварзина, из эктодермы возникает клетка одновременно с сенсорными и моторными функциями. Затем она дифференцируется на нервную и мышечную системы. Красные — мышечные клетки или волокна, синие и фиолетовые — чувствительные нервные клетки.

124

125

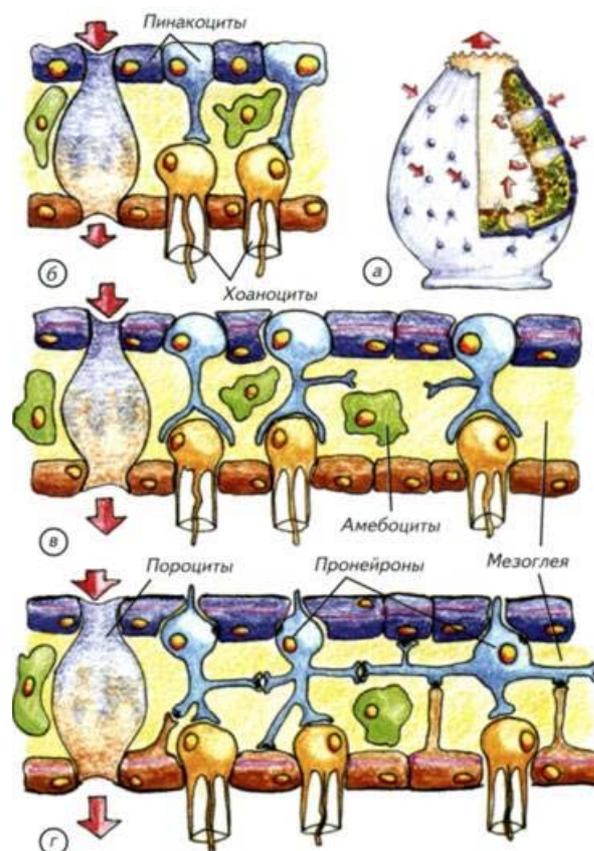
Рис. II-2. Актиния с симбионтом рода *Amphiprion*.

а — микроскопический срез и его увеличенные фрагменты (б-д). На тёмном фоне в поляризованном свете видны стрекающие спироцисты (г).



128
129

Рис. II-3. Гипотетические этапы происхождения нервных клеток в процессе эволюции многоклеточных.



а — разрез современной губки с простейшей асकोидной организацией без нервных клеток; б, в — два этапа физиологической дифференцировки и появления отростков у клеток эктодермы; г — образование нервной сети, как у гидроидных стрекающих. Стрелками показано движение воды.

130

134

Нервные клетки концентрировались различными способами. Самым простым способом интеграции нервных сетей стало окологлоточное нервное кольцо. Его появление вполне оправдано тем, что оно находилось на границе поступления пищи в организм кишечнополостных. Пища была тем ведущим стимулом, который определял и оценивал успех морфологических изменений нервной системы. Тот, кто мог эффективнее контролировать поступление пищи, увеличивал свой метаболизм и репродуктивные возможности. Самым простым движением, позволяющим проиллюстрировать действие диффузной нервной системы, является реакция на механическое раздражение. Пресноводная гидра (*Pelmatohydra oligactis*) при малейшем раздражении сжимается в микроскопический комочек. Это происходит за счёт расположенных продольно в эктодерме и поперечно в энтодерме сократимых белков. Кроме генерализованной реакции, кишечнополостные могут дифференциально пользоваться отдельными щупальцами или их группами. Гидры способны передвигаться, чередуя при переворотах опору на подошву и ротовое отверстие.

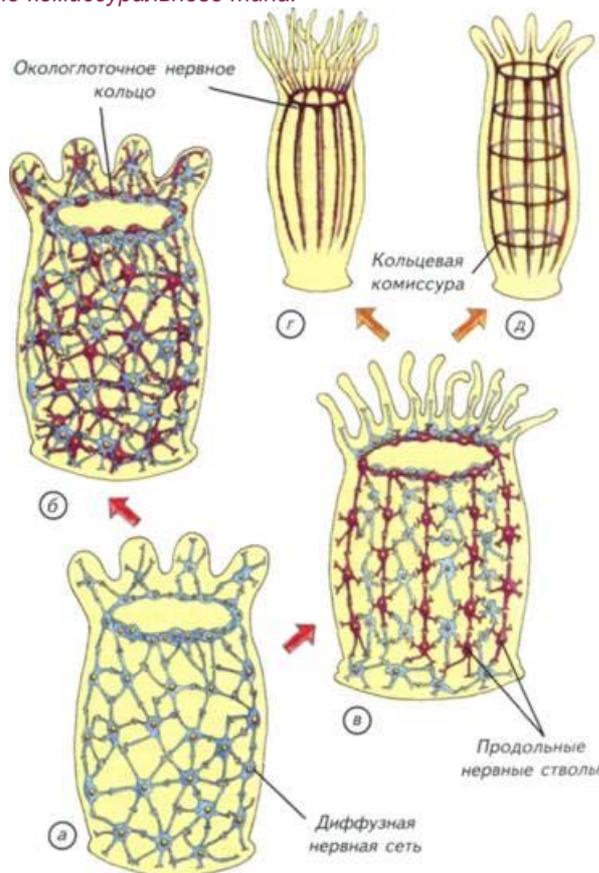
Тем не менее диффузная сеть с окологлоточным нервным кольцом была относительно медленно действующим устройством. Измеренная проводимость по нервной сети кишечнополостных составляет не более 5-20 см/с. Этого явно не хватает животным размером более 5 см, поэтому уже у актиний выделились участки нервной сети с высокой скоростью проведения (см. рис. II-4, в). В некоторых случаях она достигает 150 см/с, что делает актиний изощрёнными охотниками за значительно более эволюционно продвинутыми позвоночными. Окологлоточное нервное кольцо было явным достижением, но оно не могло дифференциально управлять всем телом или обеспечить контроль за свободным плаванием.

Среди предков современных одиночных актиний явно были свободноплавающие существа. На это указывает двойная нервная сеть в их теле (см. рис. II-4, б). Одна диффузная сеть расположена под эктодермой в мезоглее и ничем не отличается от таковой у других кишечнополостных (см. рис. II-4, а). Другая нервная сеть лежит в той же мезоглее, но уже около энтодермы. Они связаны между собой только в зоне окологлоточного нервного кольца, которое начинает играть как интегрирующую, так и разделяющую роль. По-видимому, такие двойные сети возникли на заре эволюции нервной системы и были нужны для активного свободного плавания. Животное с автономной «эктодермальной» сетью могло активно двигаться в толще воды. Сокращение эктодермальных клеток позволяло животному перемещаться, не вовлекая в этот процесс пищеварительную систему.

135

Рис. II-4. Предполагаемые первые этапы (показано стрелками) усложнения строения нервной системы кишечнополостных с радиальной симметрией.

а — однослойная сеть примитивных гидроидов; б — двойная нервная сеть актиний; в — нервная сеть актиний со скоростными проводящими цепями типа; г — нервная сеть восьмилучевого полипа; д — нервный аппарат радиально-комиссурального типа.



136
139

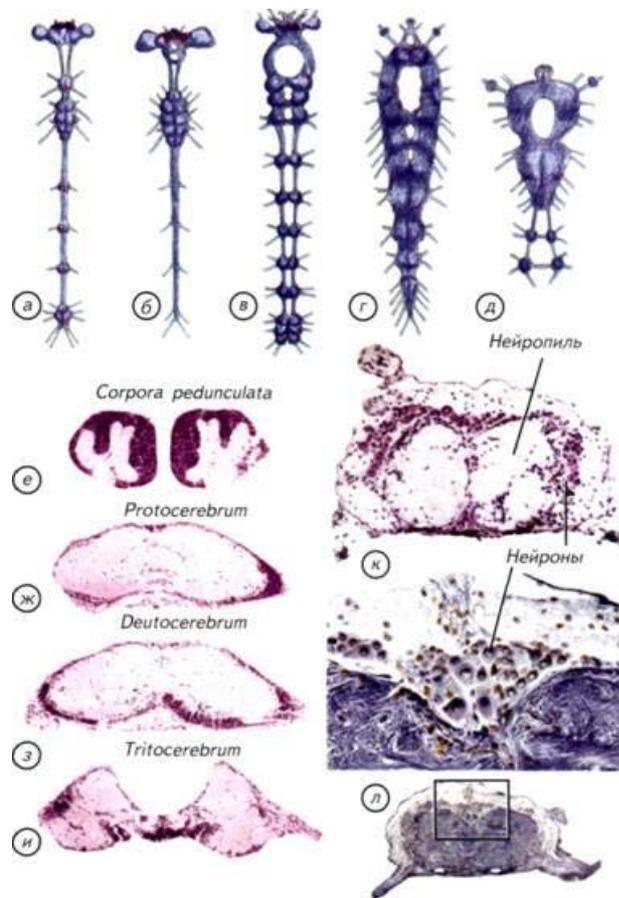
Рис. II-5. Общий вид и сечения основных вариантов строения нервной системы кишечнорастных и червей.

а — нервная сеть восьмилучевого полипа; б — нервная система нематод; в — нервный аппарат радиально-комиссурального типа; г, е — нервная система турбеллярий; д — нервная система печёночного сосальщика. Синим цветом на сечениях обозначены нервные стволы.

140
147

Рис. II-7. Нервная система и ганглии различных членистоногих.

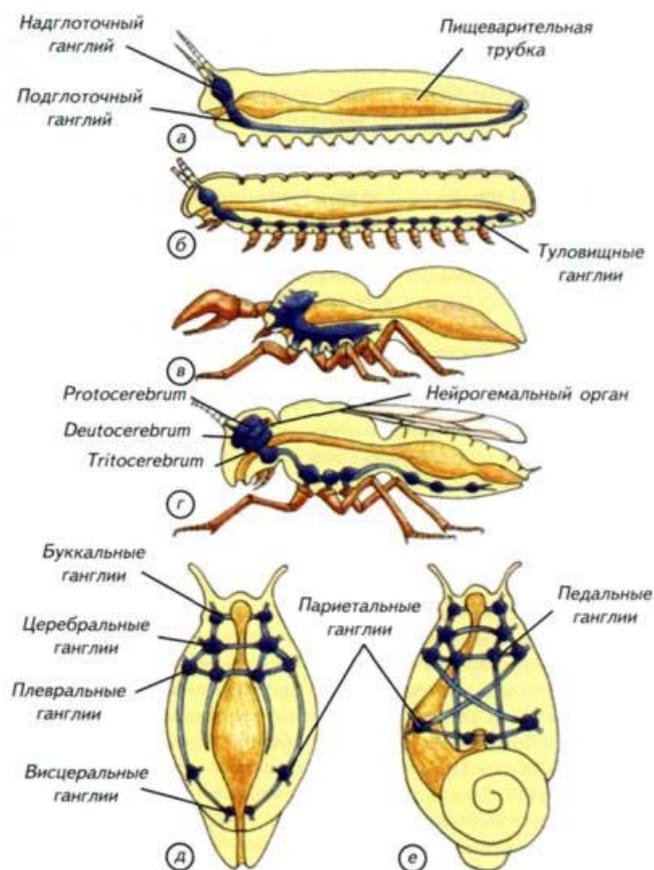
а — чешуекрылые (*Lepidoptera*); б — двукрылые (*Diptera*); в — равноногие (*Isopoda*); г — веслоногие (*Copepoda*); д — ракушковые (*Ostracoda*); е-и — головной ганглий чёрного таракана; к, л — туловищный и подглоточный ганглии речного рака. Прямоугольником отмечен участок ганглия, показанный с большим увеличением.



148
149

Рис. II-8. Нервная система различных беспозвоночных.

а — первичнотрахейные (*Onychophora*); б — многоножки (*Mylaroda*); в — хелицеровые (*Chelicerata*); г — насекомые (*Insecta*). Процесс торсии — перекручивания внутренностного мешка и нервных стволов: до начала перекручивания (д) и после его окончания (е) у брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*).



150

153

(*Cephalopoda*) моллюски со сложным инстинктивным поведением и способностью решать сложные экспериментальные задачи, не встречающиеся в естественных условиях обитания.

§ 23. Нервная система моллюсков

Наибольший морфофункциональный контраст представляют собой организация нервной системы головоногих и двустворчатых моллюсков (рис. II-9; II-10, а). У двустворчатых моллюсков есть парные головные, висцеральные и педальные ганглии, соединённые комиссурами (см. рис. II-10, а). Нервные стволы, идущие от головных ганглиев, обычно замкнуты. Головные ганглии (cerebral ganglion) могут быть построены по различному типу. У мидий нейроны расположены в самом нейропиле ганглия (см. рис. II-9, u), а у сердцевидок и шаровок — по его периферии (см. рис. II-9, e). Различия в гистологическом строении ганглиев не сказываются на их функциях. Головные ганглии в обоих случаях иннервируют ротовые лопасти, передний аддуктор и мантию. Головные ганглии двустворчатых моллюсков составного типа. Они образовались в результате слияния церебрального и плеврального ганглиев. Висцеральный ганглий (visceral ganglion) также образовался в результате слияния с париетальным ганглием. Он обычно несколько меньше головного и расположен в каудальной части моллюска (см. рис. II-9, d). Висцеральный ганглий иннервирует мышцы ретрактора, заднего аддуктора, сердце, почку, сифон, половые органы и жабры. Пара педальных ганглиев (pedal ganglion) иннервирует мускулатуру ноги (см. рис. II-9, e). Они меньше других ганглиев, но имеют разветвлённые эффекторные отростки, оканчивающиеся среди мышц. Таким образом, нервная система двустворчатых моллюсков представлена всего тремя парами ганглиев, которые образовались в результате слияния. Это упрощение нервной системы связано с малоподвижным образом жизни и отсутствием рецепторных головных структур. Органы чувств у двустворчатых моллюсков достаточно специфичны и распределены по всему телу. На мантии, сифонах и жаберных нитях встречаются вторичные глаза, которые не связаны непосредственно с головным ганглием. Они имеют относительно сложное строение и могут воспринимать не только освещённость, но и направление её изменения. Это позволяет некоторым двустворчатым моллюскам перемещаться, пользуясь ногой или применяя реактивное движение — хлопая створками, как морской гребешок. У двустворчатых моллюсков хорошо развиты хеморецепторы — осфрадии и механорецепторные осязательные клетки. Есть и статоцисты, которые локализованы в крае ноги вблизи от педального ганглия.

154

155

Рис. II-9. Нервная система двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*).

a-e — *C. gallina corrugatula*; *ж-и* — *P. canaliculus*. Красными точками на микрофотографии (*е*) показана локализация увеличенных ганглиев (*г, д*); *г, и* — головные ганглии (*cerebral ganglion*); *д* — висцеральный ганглий (*visceral ganglion*); *е* — pedalный ганглий (*pedal ganglion*). Стрелками показаны этапы препаровки моллюсков.

156

несколько вариантов торсии, что зависит от расположения жаберного аппарата или лёгких. Относительно скромная организация нервной системы брюхоногих моллюсков оказалась весьма эффективной как в воде, так и на суше. Большинство брюхоногих раздельнополы, хотя встречается и гермафродитизм с чередованием мужских и женских периодов размножения. В большинстве случаев гастроподы — подвижные животные, которые питаются растениями или хищничают. Однако встречаются и прикреплённые колониальные формы, такие, как каури. Подобные фильтраторы являются скорее исключением среди гастропод, чем правилом.

Поведение брюхоногих не отличается интеллектуальными поступками и достаточно однообразно. Обычно брюхоногие питаются растительными остатками, непосредственно растениями или грибами. В этом случае их активность сводится к поиску пригодной пищи. Однако среди брюхоногих есть и настоящие хищники. Примером агрессивного хищника является тестацелла (*G. maugel*), которая питается дождевыми червями. Она обладает достаточно развитыми органами чувств, чтобы охотиться на дождевых червей в их норах. Многие хищные улитки охотятся на себе подобных, но не брезгают никакой животной пищей. В той или иной степени к хищничеству могут прибегать представители разнообразных семейств.

Особую популярность в качестве объекта зоопсихологии приобрели головоногие моллюски (*Cephalopoda*). осьминоги, кальмары и каракатицы являются, по мнению исследователей их поведения, своеобразными приматами мира беспозвоночных. Они ведут преимущественно активный образ жизни, перемещаясь по дну на многочисленных конечностях или плавают, используя принцип реактивного движения. Выталкивание воды из мантийной полости позволяет им быстро плавать в толще воды, но только задом наперёд. У головоногих в крайней форме проявляется цефализация нервных ганглиев (см. рис. II-10, *в, ж, з*). Ганглии с различными функциями сливаются над или под пищеварительной трубкой и образуют крупный головной ганглий. Поскольку головоногие могут достигать 20-метровой длины, размеры их головного ганглия могут быть сопоставимы с размерами мозга собаки. При таких размерах конструкции и традиционной для беспозвоночных ганглиозной организации нервной системы трудно представить себе эффективное метаболическое обеспечение. Именно размеры головных ганглиев головоногих неизбежно привели к возникновению внутримозговых полостей. У большинства головоногих моллюсков головные ганглии внутри полые. Однако надо оговориться, что речь идёт только о надглоточной части головного ганглия.

157

Рис. II-10. Нервная система двустворчатых, панцирных и головоногих моллюсков.

Схема строения нервной системы двустворчатых моллюсков (а) и хитона (б); внешний вид нервной системы (в) и головного мозга (ж, з) кальмара; микрофотографии срезов головных ганглиев осьминога (Octopus vulgaris): г — брахиальный ганглий; д — висцеральный ганглий; е — церебральный ганглий.

158

Подглоточная часть обычно не имеет внутренней полости. Разделение головного ганглия на подглоточный и надглоточный отделы функционально вполне обосновано (см. рис. II-10, *ж, з*). Подглоточная часть головного ганглия состоит из брахиальных, pedalных и висцеральных ганглиев, объединённых общим нейропилем (см. рис. II-10, *г, д*). Pedальные ганглии уже внутри общей структуры разделены на ганглии щупалец и ганглии воронки. Брахиальные и pedalные ганглии иннервируют щупальца и мантийную полость. Висцеральные ганглии отвечают за иннервацию внутренних органов и содержат центр автоматической регуляции дыхания.

Полый внутри надглоточный ганглий является своеобразным интеллектуальным центром головоногих. В нём выделяют от 3 до 6 отделов. В самом сложном случае к ним относят буккальные ганглии (ротовые), три пары центральных и две пары церебральных ганглиев. Буккальные ганглии вынесены вперёд, не сливаются с головным ганглием и отвечают за иннервацию ротовой зоны передней части пищеварительной системы (см. рис. II-10, *ж*). Самыми ростральными надглоточными (уже головными) являются центральные ганглии, которые расположены поперёк оси головного центра. Их передняя пара контролирует механизм захвата, удержания, подведения к клюву, расчленения и заглатывания пищи; 2-я и 3-я пары центральных ганглиев хорошо развиты в связи с тем, что они отвечают за гидродинамическую систему плавания и контролируют обновление воды в воронке. Эти процессы осуществляются не непосредственно, а через контроль за исполнительными висцеральными центрами. Эти же центры контролируют перемещения головоногих при помощи щупалец, отвечают за осязательные ощущения и изменения направления движения при плавании. В центральных ганглиях находятся и центры управления окраской животных.

Надо отметить, что головоногие могут очень широко изменять свою окраску из-за прямой иннервации пигментных клеток. Нервная система имеет непосредственные окончания на каждой пигментной клетке, что позволяет головоногим динамично изменять свой цвет при маскировке и смене настроения. Такой тип управления пигментацией позволил каракатицам использовать смену окраски тела как своеобразный цветовой язык. Во время брачных игр и оплодотворения самцы и самки ведут переговоры на языке смены цветовой гаммы щупалов, поэтому не удивительно, что в тех же центральных ганглиях находятся и зрительные зоны. Туда приходит информация от глаз, которые у головоногих моллюсков самые большие среди животных. У крупных

159

162

беспанцирные, или бороздчатобрюхие моллюски (*Aplacophora*). Небольшая группа таких моллюсков напоминает скорее червей, чем моллюсков. Беспанцирные моллюски — морские животные длиной несколько сантиметров. Они ведут малоподвижный образ жизни и не обладают специализированными органами зрения. Их нервная система отдалённо напоминает нервную систему хитонов. Однако у беспанцирных моллюсков есть настоящие ганглии. Их нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и 4 продольных стволов, связанных нерегулярными комиссурами. Два брюшных ствола начинаются от подглоточных парных ганглиев, а боковые стволы — от асимметричного надглоточного. Нижние и верхние стволы заканчиваются в конце тела ганглиями, которые попарно соединены между собой. Надо отметить, что окологлоточное нервное кольцо у беспанцирных двойное, лежащее rostro-латерально, не связано с нервными стволами и имеет на брюшной поверхности парные небольшие ганглии. Под это описание вполне подходит нервная система и некоторых плоских червей, показанная на рис. II-5, *з*.

Таким образом, беспозвоночные демонстрируют значительное разнообразие в организации нервной системы и поведении от примитивного поедания грунта до активной охоты на себе подобных и позвоночных. Хотя перечисленными группами далеко не исчерпывается многообразие мира беспозвоночных, в наши интересы входит только то направление эволюции, которое имеет отношение к проблемам возникновения хордовых. Мы рассмотрели только некоторые морфологические варианты строения радиальных нервных систем и их возможные преобразования в билатеральные конструкции. Попробуем подвести предварительный итог изложенным данным.

§ 24. Эволюция ганглиозной нервной системы

На заре эволюции многоклеточных сформировалась группа кишечнополостных с диффузной нервной системой (см. рис. II-4, *а*; рис. II-11, *а*). Возможный вариант возникновения такой организации описан в начале этой главы. В случае кишечнополостных отдельные нейроны объединены в элементарную нервную сеть, которая относительно равномерно распределена между внутренним и наружным слоем клеток. При всей простоте эта конструкция оказалась достаточно эффективной, и её обладатели дожили до настоящего времени. Обычная для Европы пресноводная гидра является классическим образцом поведения животного с такой нервной системой (см. рис. I-2). Из этой стартовой позиции начался гигантский эволюционный эксперимент по созданию эффективной системы управления организмом.

163

На первом этапе эволюции произошёл наиболее простой вариант усложнения нервной системы — концентрация нервных клеток в ганглии. Процесс объединения нервных клеток шёл различными путями: во-первых, вокруг глотки, что характерно для всех без исключения животных того периода, во-вторых, вдоль несимметричного тела.

Рис. II-11. Эволюционные изменения расположения центров нервной системы от радиально- к билатерально-симметричным животным.

На поперечных сечениях: нервные тяжи и комиссуры — голубые, ганглии и скопления тел клеток — синие. Стрелками вокруг сечений показаны направления слияния нервных стволов, одним и тем же цветом — последствия концентрации нервных элементов. а, б — кишечнополостные; в, г — плоские черви; д — членистоногие; е — позвоночные; ж — круглые черви.

164

По выделенным тяжам нервных клеток проще проводить общий для всего тела управляющий сигнал. Это произошло уже у кишечнополостных, и такие животные дошли до нашего времени. У многих современных актиний есть «скоростные» морфологически выделенные нервные стволы (см. рис. II-4, *е*). Появление таких стволов с признаками параллельных ганглиев произошло в результате объединения соседних нейронов. Для огромного большинства кишечнополостных такого усложнения диффузной нервной системы оказалось более чем достаточно. Они достигли того неврологического максимума, который при их образе жизни гарантировал питание и размножение. Однако даже среди радиально-симметричных кишечнополостных этот процесс происходил неодинаково. По-видимому, возникали как продольные, так и поперечные стволы из нервных клеток (см. рис. II-4, *з, д*).

Судя по всему, достижением стало появление радиально-комиссуральной конструкции, которая могла сочетать в себе как дифференциальные сегментарные реакции, так и генерализованные ответы на раздражения (см. рис. II-5, *в*; II-11, *б*). Радиально-комиссуральная нервная система могла стать основой для появления любых сегментированных существ. Это связано с тем, что отдельные сегменты имели собственные комиссуры, что позволяло решать сегментарные «проблемы» на месте, за счёт автономных нервных механизмов. Организм из повторяющихся сегментов становится менее уязвимым. Способность к масштабной регенерации — не менее важное СВОЙСТВО, чем эффективность питания или размножения. Из такого организма могли произойти самые разнообразные билатерально-симметричные конструкции (см. рис. II-11, *в, ж*).

Причиной этих процессов могли быть дальнейшая концентрация нервной системы в виде стволов и комиссур. В одном случае стволы могли сливаться дорсально, латерально и вентрально, как показано на рис. II-11, *б* зелёными стрелками. Результатом стало появление 4 продольных нервных стволов (см. рис. II-11, *ж*). Один ствол лежит дорсально, два — латерально и один — вентрально. Возникла своеобразная билатеральная симметрия, которая относительно редко встречается у других беспозвоночных. Такая нервная система характерна для нематод. По-видимому, комиссуральные тяжи у нематод исчезли уже

вторично, в связи с упрощением их биологии (см. рис. II-5, б). Аналогичное, но альтернативное слияние нервных стволов показано фиолетовыми стрелками (см. рис. II-11). Оно могло произойти у ползающего в придонном слое организма. После слия-

165

Нервная система хордовых

Палеонтологическая летопись содержит более чем скромные сведения о происхождении хордовых. Разрозненные и отрывочные данные не позволяют пока ясно представить себе события, которые привели к появлению первых хордовых, а затем и позвоночных животных. Все современные теории происхождения первых позвоночных построены на весьма сомнительных предположениях. В их основе лежат особенности строения современных условно «примитивных» видов, немногие ограниченные палеонтологические данные и столько же здравого смысла в сочетании с творческой фантазией. На таком сомнительном субстрате трудно создать достоверную гипотезу происхождения одной из ключевых групп животных, тем более что проверить её, по-видимому, никогда не удастся. В связи с этим имеют право на существование самые невероятные гипотезы эволюционного происхождения позвоночных. Любая из них может получить дополнительные доказательства по мере расширения наших палеонтологических знаний и технических возможностей. При создании настоящей теоретической реконструкции давно прошедших событий я старался опираться на основные принципы морфологических преобразований нервной системы.

Воссоздание событий, приведших к появлению современных позвоночных, сводится к двум частным задачам. Первая состоит в том, чтобы обнаружить или представить себе древнее беспозвоночное животное, которое могло бы стать гипотетическим предком позвоночных. Вторая задача связана с реконструкцией событий, которые могли привести к появлению древних позвоночных. Для решения этих задач необходимо создать самый общий план строения позвоночных и беспозвоночных животных. Их сравнение позволит определить те морфологические проблемы, которые были решены в процессе эволюции.

Современные позвоночные представляют собой весьма пёструю в морфологическом плане группу. У них билатеральная симметрия, хорда или позвонок и дорсально расположенная центральная нервная система с полостью внутри (рис. II-12, б). Среди современных беспозвоночных также много билатерально-симметричных животных с дорсально расположенными головными ганглиями. Однако эти ганглии соединены комиссурами с нервной цепочкой, расположенной вентрально, под пищеварительной трубкой (см. рис. II-12, а). Морфология головных ганглиев беспозвоночных намного более разнообразна, чем строение головного мозга позвоночных животных

168

169

Рис. II-12. Общий план строения беспозвоночных и позвоночных.

Схема нервной системы членистоногих (а) и позвоночных (б). Буквенное обозначение сечения (а) соответствует схеме в; а — увеличенный участок сечения ланцетника; д — сечение тела круглого червя. У круглых червей и ланцетника мышечные клетки формируют длинные отростки, которые доходят до нервных стволов или проникают в нервную трубку. Нейроны по этим отросткам передают управляющие сигналы к мышечным волокнам.

170

подход, который акцентирует внимание не на родственных связях животных, а на морфогенетических принципах эволюционных преобразований нервной ткани. С этих позиций можно провести оценку различных гипотез происхождения нервной системы хордовых.

§ 25. Теории происхождения хордовых

Бытует несколько точек зрения на возникновение хордовых, которые различаются как по подходам к решению проблемы, так и по животным, избранным в качестве представителя предковых групп. Наиболее известны гипотезы возникновения хордовых от предковых форм членистоногих, паукообразных, немертин, кольчатых червей, иглокожих, гребневиков и кишечнодышащих. Для серьезного обсуждения пригодны только некоторые наиболее известные и обоснованные концепции. Тем не менее краткого упоминания заслуживают и весьма оригинальные идеи, если только они не обходят стороной проблему филогенетического становления нервной системы (Ливанов, 1955; Jollie, 1982; Иванов, 1991; Малахов, 1991).

172

кровеносная система внизу; направление тока крови у перевёрнутого червя и хордовых совпадает. Иначе говоря, чтобы из вентральной нервной цепочки и надглоточного ганглия, изображённого на рис. II-12, а, получить дорсальную нервную трубку с мозгом в одной плоскости (см. рис. II-12, б), надо допустить множество невероятных событий. Для того чтобы обойти перечисленные затруднения, было предложено универсальное объяснение, которое предполагает дифференциальную редукцию наиболее «неудобных» для таких филогенетических построений отделов нервной системы. Этот подход возник ещё в конце XIX в. в связи со старой идеей о том, что предком позвоночных могло быть животное с вентральной нервной цепочкой и надглоточным ганглием. Это существо по загадочным причинам перевернулось кверху брюхом и стало ползать на спине. Понятно, что в этом случае надглоточный ганглий оказывается под пищеводом.

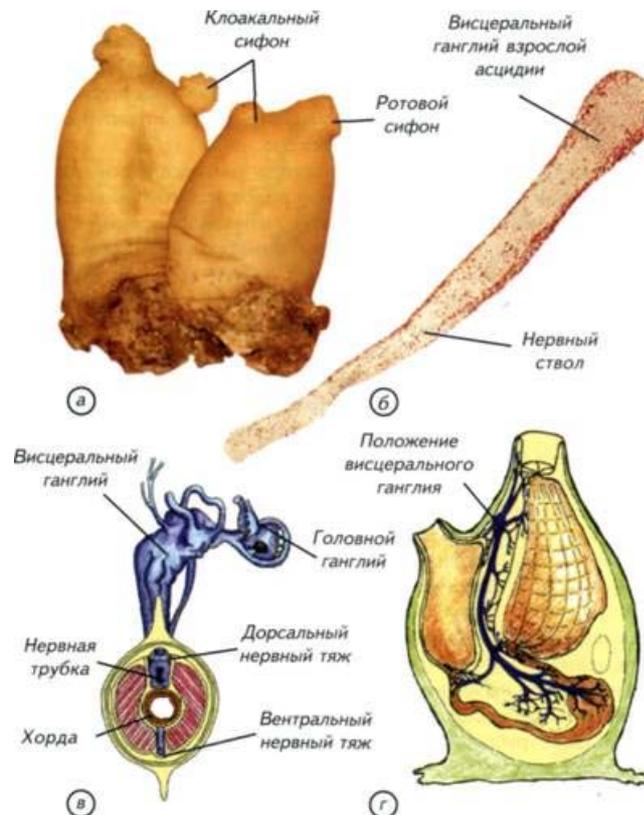
Однако мозг у позвоночных находится не на груди. Таким образом, возникла проблема, связанная с «неудобным» положением головных ганглиев у перевернувшегося животного. Было сделано предположение, что головной специализированный ганглий беспозвоночных мог просто ненадолго редуцироваться, а затем возникнуть вновь. Его вторичное возникновение произошло в новом месте, уже соответствующем положению мозга хордовых.

В несколько изменённом виде эта гипотеза продолжает разрабатываться в настоящее время (Berrill, 1955; Foreman *et al.*, 1985; Jefferies, 1986; Малахов, 1991). Её сущность сводится к переносу гипотетического процесса переворачивания дорновского червя на эмбриологическую стадию. Считается, что в эмбриональном периоде мозг «небольшой», и можно легче допустить его редукцию. Это простодушное предположение привело к выведению вторичноротых из гипотетического диплеурулообразного предка. Предполагается, что личинки кишечных дышащих — типичные диплеурулы, сходные по организации с предковыми формами хордовых. Согласно этой гипотезе рот и анус диплеурулообразного предка являются частями длинного щелевидного бластопора, а анус смещён на морфологически спинную сторону. У вторичноротых выделяют постнатальный (IV) отдел тела, снабжаемый целомической полостью от 3-й пары целомических карманов диплеурулы. На основании этого вывода телосомы погонофор гомологизируется с IV отделом тела всех прочих вторичноротых. Исходя из этих рассуждений, предполагается, что «хордовые являются перевёрнутыми вторичноротыми», стебель *Pelmatozoa* гомологичен постнатальному отделу, а мадрепоровая ПЛОСКОСТЬ иглокожих гомологична сагиттальной ПЛОСКОСТИ остальных вторичноротых. Гипотеза неотенического происхождения хордовых от

173
177

Рис. II-13. Внешний вид, общий план строения половозрелой асцидий и реконструкция головы свободноплавающей личинки.

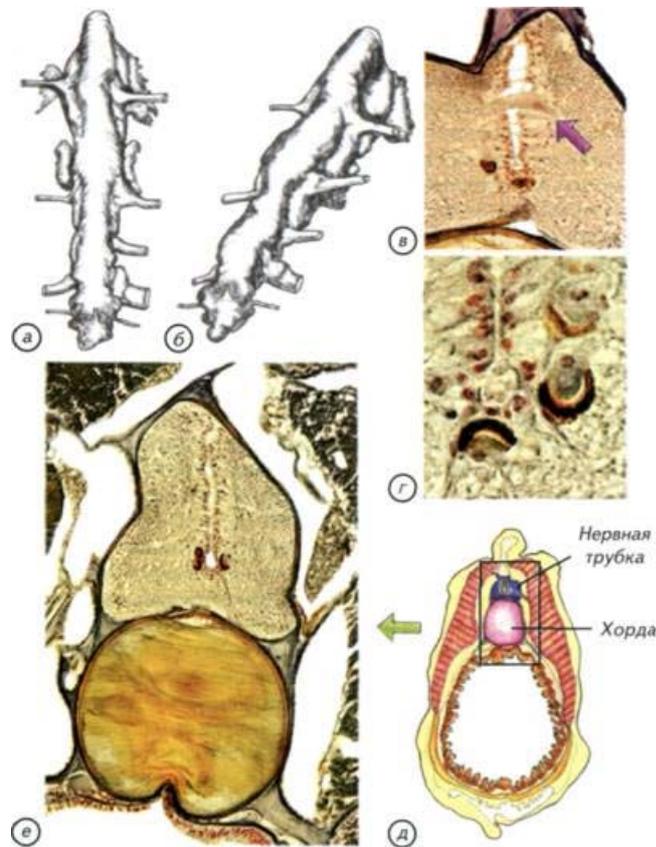
а, г — внешний вид и схема строения асцидий; *б* — ганглий половозрелой асцидий; *в* — схема строения головы и сечение личинки асцидий. У личинки нервная система представлена трубкой с асимметричным головным расширением и двумя нервными стволами. Один ствол лежит выше нервной трубки, а другой — ниже хорды.



178
179

Рис. II-14. Внешний вид передней части нервной трубки и гистологические срезы через нервную систему и хорду ланцетника.

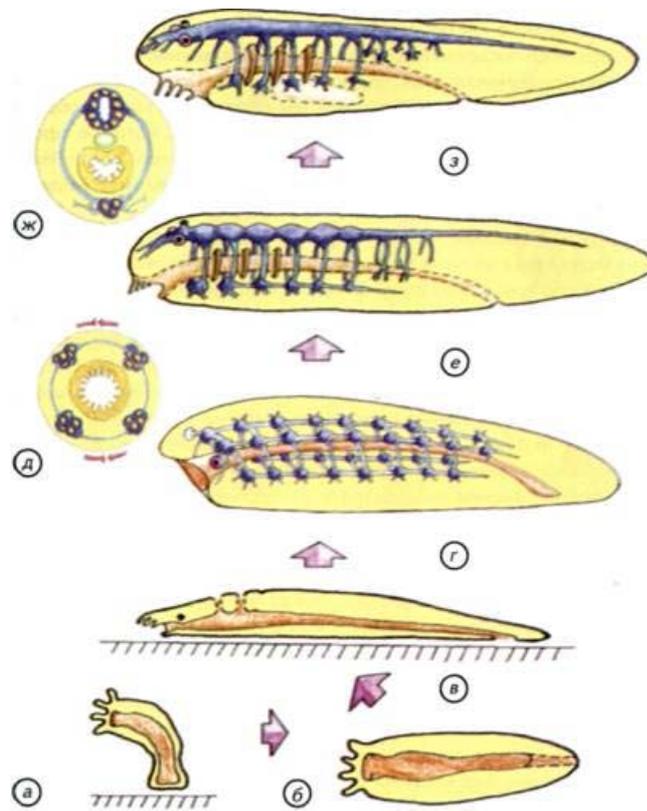
а, б — две проекции реконструкции передней части нервной трубки ланцетника; *в* — микрофотографии клеток Рохда; *г* — светочувствительные и пигментные клетки; обзорная схема среза (*д*) и микрофотография участка тела ланцетника позади головной зоны (*е*); *д* — очерчен фрагмент, иллюстрированный микрофотографией на *е*.



180
183

Рис. II-15. Основные этапы (показано большими стрелками) возникновения хордовых.

а, б — прикрепленное и свободноплавающее животное с радиальной симметрией; в-д — билатерально-симметричное животное с 4 нервными стволами; е — хордовое животное с продольно сливающимися ганглиями; ж, з — свободноплавающее хордовое с нервной трубкой и периферическими нервными ганглиями; д, ж — поперечные сечения тел животных; д — стрелками показано направление слияния нервных стволов.



184
185

Рис. II-16. Два варианта возможного возникновения нервной трубки (показано стрелками).

В верхнем ряду показаны этапы формирования нервной трубки из 4 нервных стволов. Дорсальные и вентральные нервные стволы сливаются попарно, что приводит к формированию нервной трубки а, д, е, г. В нижнем ряду иллюстрировано появление нервной трубки из варианта организации с двумя нервными стволами а-г. Он предусматривает поворот животного на 90°, что менее вероятно, чем слияние дорсальных и вентральных нервных стволов.

186

193

Первичноводные позвоночные

Тип позвоночных (*Vertebrata*) включает в себя подтип бесчерепных (*Acrania*) и подтип черепных (*Craniata*). Единственными представителями бесчерепных являются многочисленные ланцетники (*Amphioxii*), которые рассматривались в предыдущем разделе, посвящённом происхождению позвоночных. Настоящий раздел охватывает обширную и разнообразную группу первичноводных черепных позвоночных. Они сформировались и долгое время морфологически изменялись в водной среде. В процессе эволюции именно этой группы сложилась нервная система, характерная для всех остальных позвоночных. Впервые возникло трубчатое строение нервной системы. Полости желудочков головного и спинного мозга стали непрерывными, появилась циркуляция внутрижелудочковой мозговой жидкости. В сочетании с эффективной кровеносной системой и внутренним скелетом это создало потенциальную возможность увеличивать размеры нервной системы первых водных позвоночных практически без ограничений. Эти эволюционные перспективы наращивания размеров мозга и параллельного увеличения сложности поведения не были реализованы в водной среде. Потребовались особые условия выхода на сушу, которые стали стимулом для развития новых качеств мозга и его ассоциативных функций (Northcutt, Davis, 1983).

Однако благодаря первичноводным позвоночным нервная система приобрела те универсальные черты, которые послужили морфологической основой для дальнейшей эволюции. Его конструкция оказалась настолько эффективной, что по существу не подверглась принципиальным изменениям за всю историю ЭВОЛЮЦИИ позвоночных (Nieuwenhuys, 1982). Конечно, мозг адаптивно перестраивался во всех систематических группах, но принципы структурной организации центральной и периферической нервной системы сохранились без изменений. На конструкцию нервной системы радикально не повлияли появление ни челюстного аппарата, ни плавников, ни конечностей, ни выход на сушу, ни адаптация к полёту, ни теплокровность.

Нервная система, как и позвоночник, оказалась тем органом, который обеспечивал выживание и прогресс всей группы позвоночных. Морфофункциональные отделы головного мозга, как и их основные функции, остаются неизменными на всём протяжении эволюции от миноги до человека. Эта универсальность строения нервной системы говорит об общности происхождения всех позвоночных. Делать предположения о полифилитичности происхождения позвоночных

194

198

Важнейшую часть центральной нервной системы первичноводных позвоночных представляет спинной мозг. Граница между спинным и головным мозгом достаточно условна, поскольку отростки клеток из головного мозга проникают в спинной и наоборот (Nieuwenhuys, 1998). Головной мозг, как правило, расположен дорсально и окружён хрящами или костями черепной коробки. Спинной мозг лежит в полости позвоночного канала, который образован невральными дугами позвонков (см. рис. II-19, а).

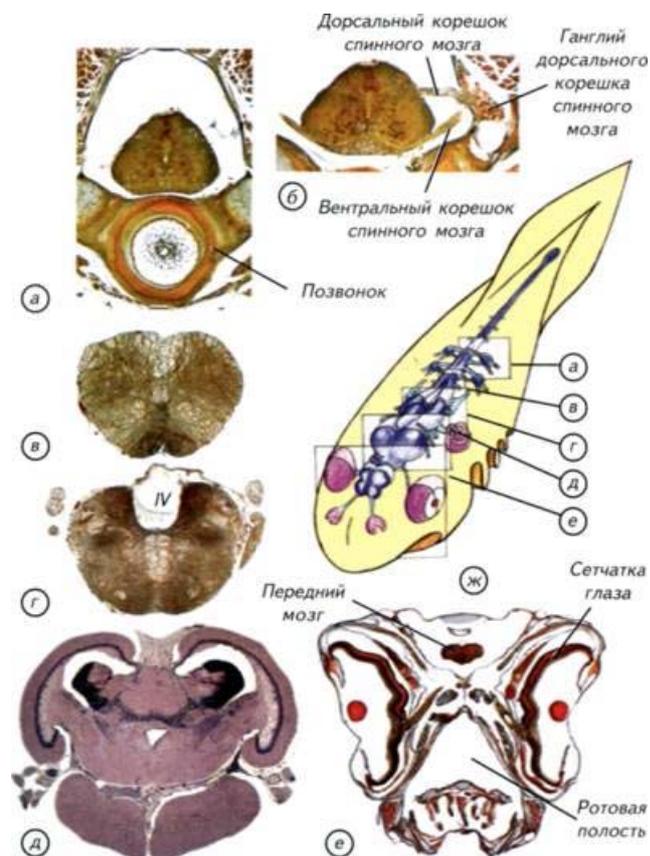
У большинства позвоночных СПИННОЙ мозг имеет однотипную гистологическую структуру. Тела нервных клеток (серое вещество) обычно расположены вокруг центрального канала в виде классической «бабочки», свойственной большинству амниот. У анамний картина несколько смазана, и расположение тел нейронов на разрезах спинного мозга в виде «бабочки» обычно не встречается (см. рис. II-19, а, б). Верхнюю часть серого вещества называют дорсальными (спинными) чувствующими рогами, а нижнюю — вентральными (брюшными) двигательными рогами спинного мозга. Спинные рога обычно содержат мелкие вставочные нейроны, а брюшные — крупные моторные. Через спинномозговые нервы осуществляются соматическая и висцеральная чувствительность, проходит соматически-двигательная и висцерально-двигательная иннервация.

Соматическая чувствительность включает в себя рецепцию кожных, сухожильных, связочных и мышечных сигналов. Висцеральная чувствительность включает вкусовую рецепцию и сигналы от внутренних органов. Соматически-двигательная иннервация обслуживает скелетные мышцы, а висцерально-двигательная — железы, глоточную, лицевую мимическую и челюстную мускулатуру, гладкую мускулатуру кожи, сосудов и внутренних органов. В состав спинного мозга традиционно включают ганглий дорсального корешка спинного мозга, или спинальный ганглий, в котором расположены тела афферентных (чувствительных) соматических и висцеральных нейронов (см. рис. II-19, а, б). Эти клетки связаны со спинным мозгом коротким отростком, который оканчивается в дорсальных рогах серого вещества. Вентральная часть спинного мозга составлена из эфферентных (двигательных) волокон. Они начинаются от клеток, расположенных в вентральных рогах спинного мозга (Савельев, 2001).

Не у всех позвоночных есть чёткое разделение корешков спинного мозга на моторные и сенсорные. У многих первичноводных позвоночных и амфибий висцеральные эфферентные волокна выходят из спинного мозга как через дорсальные, так и через вентральные корешки. У ланцетника, миноги и миксин висцеральные эфферентные

199

Рис. II-19. Гистологические срезы через голову и мозг рыбы.



а — через спинной мозг и позвонок с невральными дужками; б — через спинной мозг в месте отхождения моторных и сенсорных нервов; в — через продолговатый мозг; г — через задний мозг; д — через средний мозг; е — через голову в зоне полушарий переднего мозга. Обозначения сечений на схеме ж соответствуют буквенным обозначениям срезов. IV — четвёртый желудочек.

200

201

Рис. II-20. Основные варианты строения мозга первичноводных.

Прорисовки срезов через: F — полушария переднего мозга; G — промежуточный мозг; R — средний мозг; S — задний мозг. Уровень сечений соответствует обозначениям на схеме мозга с дорсальной поверхности (H). I—IV — номера мозговых желудочков.

а — пластиножаберные и американский чешуйчатник; б — рогозуб; в — карпозубые; г — ильная рыба; д — американский чешуйчатник; е — амударьинский лопатонос; ж — колючая акула; з — миксина; и — ильная рыба; к — колючая акула; л — электрический скат; м — карась. Синим цветом отмечена наружная стенка мозга, красным — прижелудочковый слой клеток, зелёным — сосудистое сплетение.

202

203

Рис. II-21. Морфологические варианты развития головного мозга первичноводных позвоночных.

Мозг сверху и боковая проекция головного и спинного мозга, вписанная в контур тела.

а — у саргана преобладают зрительные центры среднего мозга; б — у рыбы-луны преобладают зрительные центры среднего мозга и нейрогормональный промежуточный мозг; в — у карпа доминирует представительство пищеварительной системы в заднем мозге; г — у акулы доминирует обонятельный передний мозг.

204

предопределяют способности пелагических акул к обнаружению пищи на больших расстояниях. При поступательном движении у большинства серых акул (*Carcharhinidae*) вода захватывается входной ноздрей, как воздухозаборником самолёта. Это обеспечивает быструю смену воды и возможность захвата пузырьков воздуха. Воздушные пузырьки могут захватываться и удерживаться в органах обоняния, если при движении со скоростью больше 1,2 м/с рострум приподнимается на 1-2 см над поверхностью воды. Пузырьки воздуха удерживаются в органах обоняния при помощи специализированных перегородок в обонятельном мешке — ламелл и снижения скорости движения животного. При задержке воздуха между ламеллами происходит

растворение содержащихся в пузырьках веществ. Акулы не могут непосредственно рецептировать воздух и поэтому депонируют его в обонятельном мешке, дожидаясь повышения концентрации веществ вокруг пузырьков. Если вода не содержит привлекательных запахов, то акулы набирают скорость и выдавливают водой пузырьки воздуха, расположенные между ламелл, содержащих рецепторные клетки. Затем цикл повторяется.

Надо отметить, что площадь поверхности рецепторных ламелл органов обоняния серых акул массой 75 кг может быть больше, чем у человека, в 60-90 раз. В воздухе над поверхностью океана запахи распространяются очень быстро, что позволяет акулам эффективно находить добычу.

Следовательно, длиннокрылая акула может анализировать химические сигналы как из водной, так и из воздушной среды. Для обслуживания столь развитой обонятельной системы у серых акул сформировался гипертрофированный передний мозг, а обоняние стало ведущей системой афферентации. Если экстраполировать на человека образ мира такой акулы, то он предстанет как богатая запахами, но почти тёмная комната, она будет разделена по вертикали на мир водных и мир воздушных запахов. Через запахи будет передаваться почти вся информация, хотя кожные механорецепторы, специализированные электрорецепторные органы и весьма слабое зрение будут дополнять «обонятельную» картину мира (Halpern, 1980).

Следует отметить, что различия в строении переднего мозга проявляются как на количественном, так и на качественном уровне (см. рис. II-20, *F*). Если у пластиножаберных и американского чешуйчатника (*Lepidosiren paradoxe*) полушария переднего мозга замкнуты (см. рис. II-20, *a*), то у рыбы-луны передний мозг заметно эвертирован (см. рис. II-20, *в*). Это означает, что полушария переднего мозга как бы вывернуты желудочками наружу. Некоторые костистые рыбы и рогозуб

205

(*Neoceratodus forsteri*) имеют промежуточный вариант строения полушарий, как показано на рис. II-20, *б*. В эвертированных полушариях переднее сосудистое сплетение лежит на верхней поверхности мозга или частично заполняет полость черепа. При обычном строении полушарий сосудистое сплетение располагается в полостях латеральных мозговых желудочков (Kappers, Huber, Grosby, 1936; Kardong, 1995). Промежуточный мозг не связан с конкретными анализаторами, за исключением пинеального комплекса. Последний включает в себя нейроэндокринные центры и теменной фоторецептор (глаз), который воспринимает только уровень освещённости и ответствен за суточные ритмы организма. В промежуточном мозге сосредоточены нейрорегуляторные центры, которые отвечают за рост, половое созревание,

Рис. II-22. Крайние морфологические варианты развития мозжечка первичноводных позвоночных.

Сечения мозга с боковой поверхности.

а — минога, мозжечок морфологически не выделяется; *б* — форель, мозжечок увеличен, а его парус распространён под крышу среднего мозга в полость III желудочка; *в* — слонорыл из оз. Виктория (Африка). Его способность к электрорецепции вызывала гипертрофированное развитие аналитического центра — мозжечка, который полностью скрыл головной мозг.

206

осмотический баланс, работу эндокринных органов, сезонную и суточную активность животного. Через промежуточный мозг осуществляются связи между передним, средним, задним и продолговатым мозгом. У первичноводных животных уровень морфологического развития промежуточного мозга является своеобразным свидетельством определённой стратегии поведения животного. Если промежуточный мозг развит столь значительно, как у рыбы-луны, то механизмы регуляции поведения преимущественно гормональные (см. рис. II-21, *б*).

Действительно, трудно найти среди первичноводных позвоночных животное с таким гипофизом, который лежал бы роstralнее переднего мозга, а обонятельные и зрительные нервы проходили бы над ним. У рыбы-луны гипертрофия промежуточного мозга сочетается с незначительными размерами переднего мозга и преобладанием зрительной системы. Эти животные ведут подвижную жизнь в мировом океане, им свойственна гигантская плодовитость. За один раз рыба-луна может отложить до 300 млн икринок. Рыба-луна питается зоопланктоном и практически не пользуется обонянием. Зрение ей необходимо в период размножения, когда животные собираются в большие скопления. Преобладание зрительных и гормональных центров над другими отделами мозга полностью соответствует биологии рыбы-луны. Таким образом, количественное доминирование нейроэндокринных центров промежуточного мозга над другими отделами центральной нервной системы является надёжным признаком гормонально-инстинктивного типа поведения животного (Foreman *et al.*, 1985).

Зрительная система может стать ведущей системой афферентации у первичноводных позвоночных. В этом случае отмечается чрезвычайное развитие крыши среднего мозга — основной мозговой части зрительного анализатора. Примером такого строения мозга может быть средний мозг форели, чёрного марлина, летучей рыбы или плоскотелого саргана (см. рис. II-18, *в*, *г*, II-19, *д*; II-20, *ж*, *и*; II-21, *а*). Крыша среднего мозга образует крупные выпячивания, которые напоминают парные полушария переднего мозга, но это обманчивое впечатление исчезает, если рассмотреть III желудочек среднего мозга (см. рис. II-20, *Р*). На сечениях видно, что реальных полушарий нет, а иллюзию создаёт симметричное латеральное расширение слоистой крыши (см. рис. II-19, *д*). Средний мозг у первичноводных животных является не только мозговым центром зрения. В крыше среднего мозга сосредоточены представительства боковой линии, вестибулярного аппарата и органов электрорецепции, которые хорошо развиты у многих первичноводных позвоночных. В вентральной части среднего мозга лежат преимущественно двигательные центры черепно-мозговых нервов.

207
215

Рис. II-23. Возможные этапы формирования основных отделов головного мозга позвоночных.

а — наиболее примитивное состояние мозга с тремя сенсорными центрами; б — появление переднего мозга как центра для обработки внешних обонятельных сигналов; в — утрата связи аденогипофиза с глоточным эпителием, формирование парных полушарий переднего мозга и развитие этмоидной иннервации тройничным нервом.

216

собой и III желудочком только в каудальной зоне переднего мозга. Эта тенденция увеличения размеров обонятельных центров привела в конечном счете к формированию парных полушарий переднего мозга (см. рис. II-24, *е*).

Однако наращивание количества нервных клеток в обонятельных центрах мозга первичноводных позвоночных шло различными путями. Ещё на заре возникновения переднего мозга были реализованы две различные эволюционные стратегии. Одна из них предполагала увеличение размеров переднего мозга путём размножения клеток в прижелудочковом слое с последующей их миграцией в наружные части стенки полушария. При этом типе развития мозга формируются парные полушария с замкнутой внешней стенкой. Такой вариант организации мы чаще всего встречаем у пластиножаберных (см. рис. II-24, *в*). У большинства костистых рыб и деление клеток, и их дифференцировка происходят в непосредственной близости от мозговых желудочков. Следствием такого типа дифференцировки становится выворачивание прижелудочковой поверхности полушарий наружу (см. рис. II-24, *а*). Эверсия полушарий переднего мозга стала тупиковым вариантом в эволюции нервной системы, если, конечно, считать выход на сушу эволюционно прогрессивным событием. У наземных позвоночных нет эвертированного варианта строения переднего мозга, а его обладатели не смогли покинуть водную среду.

Продолжая реконструировать развитие основных отделов мозга, надо отметить, что с течением времени гипофизарный вкусовой карман утратил своё значение. Его функции стала выполнять часть ротовой полости, которая иннервировалась несколькими ветвями различных жаберных нервов (Mallatt, 1984). Такая множественность иннервации вкусовых клеток сохранилась и у современных позвоночных. Однако рецепторные и секреторные свойства клеток архаичной гипофизарной ямки не исчезли без следа. На её основе сформировался нейрогипофиз, который в сочетании с аденогипофизом стал ключевым органом регуляции желез внутренней секреции. При переходе к активному плаванию нагрузка на сенсорные отделы возросла, что привело к увеличению размеров задних мозговых отделов, а потом и к образованию IV желудочка. Эти преобразования уже не были революционными, а возникший архетип мозга сохранился у всех современных позвоночных. Вполне понятно, что проведённая реконструкция возможных этапов эволюции первичноводных позвоночных носит гипотетический характер. Однако сравнительно-морфологические и палеонтологические данные косвенно подтверждают эту точку зрения (Stensio, 1963; Schaeffer, 1981).

217

Рис. II-24. Происхождение полушарий переднего мозга позвоночных.

а — наиболее примитивное состояние переднего мозга с парными нервами, но одним полушарием; б — появление парных полушарий в результате роста центров, обслуживающих наружный хеморецептор; в — мозг современного животного и сечение через парные полушария; г — внешний вид и разрез через эвертированные полушария переднего мозга костистых рыб. Стрелками показаны пути эволюционных преобразований мозга.

218

§ 29. Формирование мозга позвоночных

Теперь попробуем предположить те события, которые могли привести к развитию описанной выше конструкции головного мозга древних первичноводных позвоночных. Жизнь в мелководной билатерали должна была иметь существенные преимущества для первых хордовых, в противном случае они бы никогда не появились. По-видимому, там небольшие и мягкотелые предки хордовых обнаружили неограниченное количество пищи, множество убежищ и идеальные условия для размножения. Надо уточнить, что перечисленные условия сохранялись достаточно долго, чтобы смогли сформироваться довольно сомнительные конкуренты беспозвоночных — предки хордовых.

Вполне вероятно, что основная конкуренция в этих неглубоких водоёмах происходила между самими примитивными хордовыми без заметного вмешательства со стороны беспозвоночных. Первые хордовые были явными фильтраторами или собирателями придонных органических осадков. Наиболее эффективные преобразования ротовой полости могли ограничиваться созданием дополнительного ускорения протока воды через ротовую полость и жаберный аппарат. Этого можно было достигнуть как путём развития скелетно-мышечной системы жаберного аппарата, так и при помощи увеличения подвижности вентральной кожной складки (см. рис. II-23, *е*). Описанные события могли произойти ещё до развития скелетных

конструкций в жаберной системе. Существование подобной дочелюстной системы захвата пищи или прокачивания воды могло стать причиной направленной дифференцировки тройничного, лицевого и подъязычного нервов.

Основные эволюционные преобразования в этот период сводились к развитию систем, увеличивающих скорость сбора пищи и минимизирующих затраты на её поиск. Такие проблемы хорошо решаются в билатерали при помощи развития органов вкуса и обоняния. Именно эти события и предполагали формирование обоняния и его аналитического центра — переднего мозга. Параллельно формировался и орган вкуса. Первоначально это могла быть глоточная часть будущего гипофиза, а затем и специализированные ротовые и кожные вкусовые сосочки. С развитием дистантных обонятельных и вкусовых рецепторов возникла необходимость эффективно двигаться по направлению к источникам пищи. Для этого нужен мало-мальски эффективный механизм плавания. Сегментарная туловищная мускулатура беспозвоночных заложила основы для этих движений, но согласованность её сокращений сложилась вторично на базе сенсомоторных центров заднего и продолговатого мозга.

219

220

Рис. II-25. Основной план строения нервной системы и внешний вид возможного предка позвоночных.

а — общий вид возможной нервной системы предка позвоночных; б — внешний вид гипотетического предка; в — реконструкция Arandaspis prionotolepis (по F. Knight); г — анаспид Birkenia из силура; д — цитаспид Anglaspis из раннего девона; е — птераспид Pteraspis из раннего девона. Распространение бесчелюстных началось с билатерали, где они возникли. При освоении океана наиболее успешными оказались максимально защищенные формы, которые полностью исчезли.

221

222

Происхождение мозга наземных позвоночных

Появление наземных позвоночных стало одним из самых занимательных сюжетов в эволюции. Конечно, трудно ожидать, что сравнительный анализ мозга современных амфибий и первичноводных позвоночных даст ответы на все интригующие вопросы этой обширной проблемы. Однако некоторые спорные аспекты происхождения наземных тетрапод можно рассмотреть с неврологических позиций. Этот подход может привести к формально непротиворечивым реконструкциям происхождения нервной системы первых наземных позвоночных. Основное внимание придётся уделить особенностям строения мозга современных амфибий, поскольку палеонтологические данные в отношении их нервной системы крайне скудны и ненадёжны.

К современным амфибиям относят три относительно самостоятельные группы с довольно туманным прошлым; это хвостатые амфибии (саламандры и тритоны — *Urodela*), бесхвостые амфибии (лягушки и жабы — *Anura*) и безногие амфибии — червяги (червеобразные земноводные — *Apoda*) (рис. II-26). Хвостатые и бесхвостые амфибии внешне отличаются от рыб тем, что имеют рычажные конечности вместо парных плавников (см. рис. II-26). В личиночном состоянии почти все амфибии дышат жабрами, которые у ряда видов сохраняются в течение всей жизни. У взрослых животных обычно имеются лёгкие. Личинки амфибий развиваются в водной среде и обладают хрящевым скелетом, тогда как большинство взрослых животных обитает на земле и имеет скелет из костной ткани.

Переход от личиночной стадии к взрослому животному часто связан с выходом на сушу, что приводит к значительным изменениям скелета и внутренних органов. У лягушек исчезает хвост, развиваются лёгкие вместо жабр и формируются конечности. Этот процесс носит название метаморфоза. Некоторые земноводные становятся половозрелыми на личиночной стадии. Это явление лучше всего известно для аксолотля и носит название неотении. У современных земноводных гладкая кожа, которая легко пересыхает. Амфибии размножаются преимущественно в воде и не имеют тазовых почек, поэтому нуждаются во влажной среде и в большинстве обитают поблизости от водоёмов. Несколько обособленное положение занимают червяги, которые обитают в почве или в водной среде. Они передвигаются в почве при помощи червеобразных движений и отличаются от других амфибий полным отсутствием конечностей и хвоста. Обитая в почве, они практически лишились зрения, хотя и обладают рудиментарными глазами (см. рис. II-26; рис. II-27-II-29). Среда их обитания наложила глубокий отпечаток на строение органов чувств и головной мозг.

223

Рис. II-26. Общий план строения нервной системы амфибий, вписанный в контур тела представителя каждого из отрядов.

а — нервная система бесхвостых амфибий (Anura); б — нервная система хвостатых амфибий (Urodela); в — нервная система безногих амфибий (Apoda). Передний мозг и мозжечок более всего развиты у безногих амфибий в связи с почвенным образом жизни. Средний мозг наиболее совершенен у бесхвостых амфибий, а водные хвостатые амфибии сохранили признаки иннервации большинства органов боковой

линии рыб. У многих безногих амфибий отсутствуют утолщения спинного мозга, маркирующие конечности, что свидетельствует об их отсутствии у предковых форм.

224

§ 30. Особенности строения нервной системы амфибий

225

Рис. II-27. Головной и спинной мозг бесхвостой амфибии, основные нервы и микрофотографии гистологических срезов.

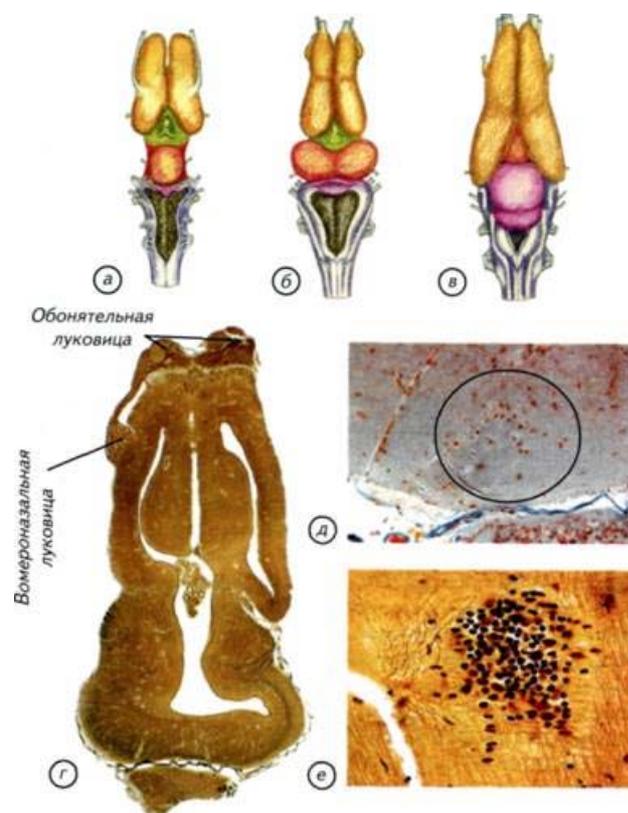
Слева — общий вид головного и спинного мозга амфибий на примере лягушки; а-г — гистологические срезы, соответствующие сечениям, указанным на левом рисунке. На срезах римскими цифрами обозначены мозговые желудочки, а на схеме головного и спинного мозга — черепно-мозговые нервы. Спинномозговые нервы — п.spin I-XI.

226

235

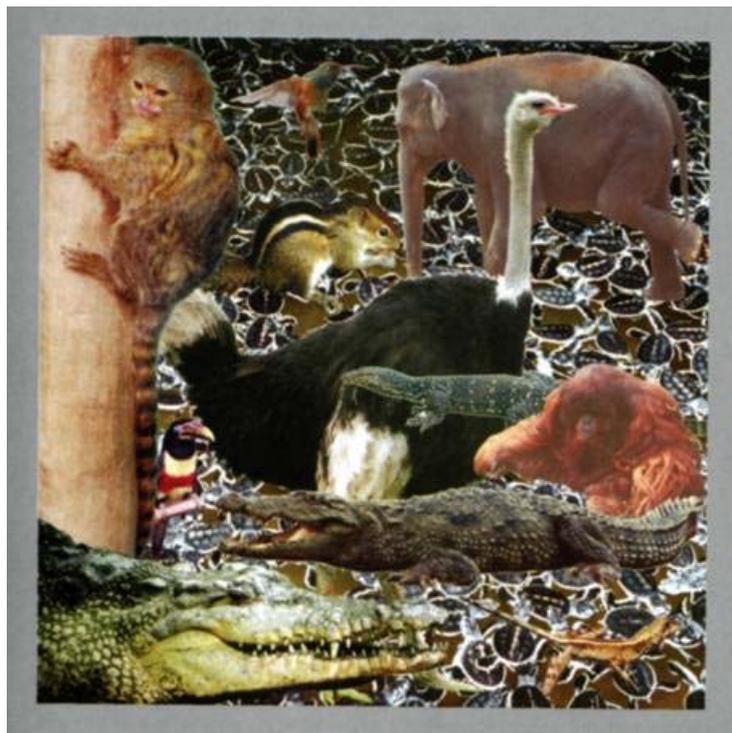
Рис. II-30. Головной мозг амфибий и гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра среднего мозга.

а — мозг Urodela; б — мозг Anura; в — мозг Apoda; г — горизонтальный срез через головной мозг шпорцевой лягушки (*X. laevis*) на уровне обонятельной и вомероназальной луковицы; д, е — ретикулярные ядра у лягушки (*R. temporaria*) и когтистого тритона (*O. fisheri*); з, е — импрегнация нитратом серебра, д — окраска по Маллори.



236

Глава III. Становление мозга амниот



§ 34. Репродуктивные стратегии амниот

К амниотам относят рептилий, птиц и млекопитающих. Группа объединена по эмбриологическому принципу устройства оболочек зародышей. Они принципиально отличаются от неклеточных икранных мешков или стенок икринок амфибий (Ромер, Парсонс, 1992). У амфибий размножение обычно связано с водой, а внезародышевые оболочки отсутствуют. Икринки откладываются самками амфибий в воду, где они оплодотворяются сперматозоидами самцов. В икринках развиваются эмбрионы, которые трансформируются в личинки и переходят к самостоятельному питанию в воде (рис. III-1). Затем следует метаморфоз с выходом на сушу или половое созревание для водных и неотенических форм амфибий. Оплодотворение созревших яйцеклеток в воде является древнейшим способом размножения, характерным для первичноводных позвоночных. У многих амфибий происходит внутреннее оплодотворение, хотя эмбрионы и личинки по-прежнему развиваются в воде (см. рис. III-1; рис. III-2).

По-видимому, у лабиринтовых предков амниот размножение отличалось от архаичных рыб (Dodd, Dodd, 1985). Первоначально они могли иметь наружное оплодотворение и откладывать икру в укромных местах своих охотничьих лабиринтов. Однако риск уничтожения потомства в таких условиях очень велик. Снизить гибель потомства можно было только одним способом — носить икру с собой. Появление такой заботы о потомстве довольно обычно у костистых рыб и неоднократно происходило в процессе эволюции (Jameson, 1988). Забота о потомстве должна была неизбежно привести к появлению внутреннего оплодотворения с последующим вынашиванием развивающейся икры внутри тела (см. рис. III-1; III-2).

Переход к живорождению стал у лабиринтовых амфибий принципиальным шагом на пути адаптации к наземной среде. Размножение стало отчасти независимым от водной среды. У архаичных амфибий существовали все возможные варианты наружного и внутреннего оплодотворения, длительного или краткосрочного вынашивания развивающейся икры (см. рис. III-2, а-е). Наиболее успешными стали животные с длительным вынашиванием зародышей. Судя по всему, они могли появляться на свет уже полностью готовыми к самостоятельному существованию. При откладке икры в воду зародыш может иметь минимальный запас желтка (см. рис. III, а). Личинка рано

252

выходит из икринки и начинает питаться самостоятельно. При удлинении срока развития потребность в желтке или другом источнике питательных веществ резко возрастает.

Эта проблема решается несколькими способами. Можно использовать индивидуальный запас желтка или богатые секретом яйцеводы материнского организма. Зародыши некоторых живородящих пластоножаберных питаются стенкой яйцеводов вплоть до выхода из материнского организма. Однако чаще всего просто увеличивается индивидуальный запас желтка, в результате зародыш может долго находиться в организме матери. Он появляется на свет уже сформированным организмом, готовым к самостоятельному питанию.

Такие варианты заботы о потомстве часто встречаются во всех группах первичноводных позвоночных. Ни к каким особым эволюционным достижениям такое внутреннее развитие, казалось бы, привести не должно. Тем не менее одна особенность биологии отличает древних амфибий от первичноводных позвоночных. Амфибийный образ жизни предусматривает пребывание на суше, где механические деформации тела под действием гравитации заметнее, чем в водной среде. Механические воздействия на репродуктивные органы, ещё не защищённые специализированными элементами скелета, неизбежно должны были

привести к развитию компенсаторных демпферов — дополнительных оболочек (см. рис. III-1, б). Если бы зародыш находился вне организма матери, то никаких специальных внезародышевых оболочек не понадобилось, но на суше деформационные воздействия на органогенез внутри яйцеводов весьма велики. Это связано с тем, что на ранних стадиях развития позиционная информация в морфогенетически активных зачатках эмбриона кодируется при помощи механогенетических процессов. Суть этого явления состоит в изменении проницаемости механозависимых ионных каналов при формообразовании. Они обеспечивают каждой клетке индивидуализированный позиционный сигнал, который биомеханически интегрирован со всем зачатком или растущим органом. Благодаря этим взаимодействиям клетка периодически получает управляющий позиционный сигнал и запускает региональные гистогенетические процессы (Савельев, 1993). Надо отметить, что этот механизм регуляции раннего эмбрионального формообразования характерен для всех позвоночных и предопределяет необходимость биомеханической защищённости развития. Понятно, что столь ненадёжный механизм весьма уязвим. Даже при незначительных статичных деформациях зародыша легко возникают множественные аномалии развития и эмбрион погибает. Любой переход к

253

Рис. III-1. Преобразования внезародышевых оболочек (показано фиолетовыми стрелками) при переходе к наземному образу жизни.

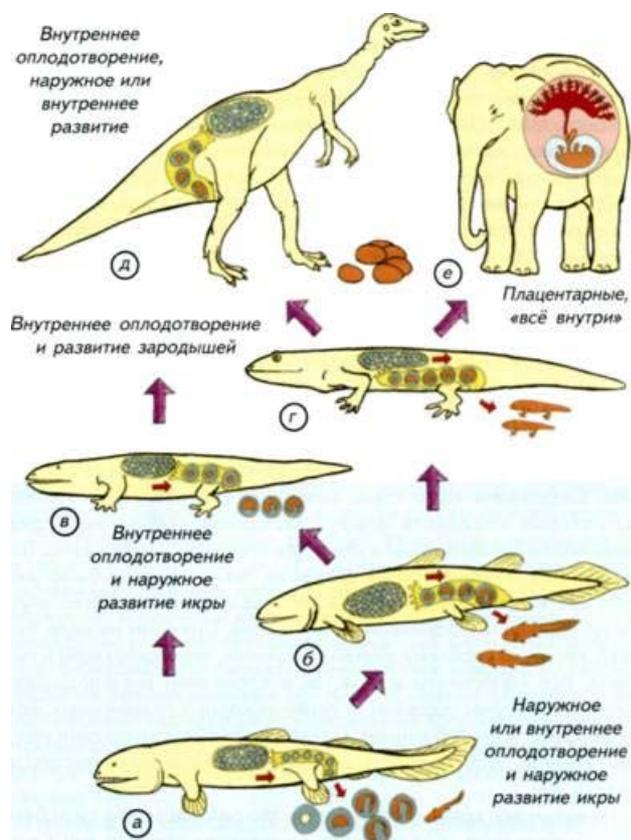
а — неклочные оболочки икры у рыб и амфибий; б — развитие в организме матери — увеличен желточный мешок, складки амниона; в — появление аллантоиса для накопления продуктов распада; г — использование аллантоиса для обмена веществ с материнским организмом; д — схема яйца рептилий и птиц в яйцевой оболочке.

254

255

Рис. III-2. Возможные пути преобразования эмбрионального развития при переходе к наземному образу жизни (показано большими стрелками).

Первичным является наружное оплодотворение и внешнее развитие икры (а). Затем возникло внутреннее оплодотворение и развитие (б), которое у амфибий вернулось к исходному варианту (в). Живорождение при наземном образе жизни (г) первично по отношению к яйцекладущим и плацентарным животным (д, е).



256

261

Рис. III-3. Появление первых амниот привело к невероятному разнообразию жизненных форм.

За относительно непродолжительный период были освоены суша, воздушная и водная среда обитания. Такой прогресс смогли обеспечить совершенный набор физиологических адаптаций и головной мозг с новыми принципами организации. Контуры тел исчезнувших и современных рептилий дают представление о видовом разнообразии этой группы.

262

Seismosaurus). При размерах тела более 40 м и массе около 100 т эти животные обладали головным мозгом не больше мозга современной крупной собаки.

Основные физиологические проблемы этих гигантов решались не головным, а спинным мозгом, на уровне автономной нервной системы. Приблизительные оценки массы спинного мозга показывают, что его размеры и масса намного превышали аналогичные показатели головного мозга. По-видимому, у крупных (более 5 м) рептилий головной мозг не превышает 1/10-1/15 массы спинного мозга. Примерно треть массы спинного мозга приходится на плечевое и поясничное утолщения, которые хорошо развиты у современных рептилий (рис. III-4). Вполне допустимо предположить, что у большинства динозавров спинные и поясничные утолщения имели терминальные желудочки, как у современных птиц и медведей. Это позволяло эффективнее осуществлять метаболизм в наиболее функционально активных участках спинного мозга.

Однако спинной мозг является исполнительной частью нервной системы. Он только осуществляет набор автономных программ, но не принимает решения. Вся поведенческая активность контролируется головным мозгом. У архаичных рептилий он имел невероятно скромные размеры, но позволял им находить пищу, размножаться и конкурировать с другими видами. Проводя глобальные аналогии, можно сказать, что относительная масса мозга динозавров была намного меньше, чем у современных насекомых. То же заключение можно сделать и в отношении амфибий. Однако они не смогли достигнуть уровня расцвета рептилий. Это позволяет сделать вывод о принципиальном эволюционном изменении в конструкции мозга при появлении древних амниот.

Таким образом, разнообразие форм исчезнувших и современных рептилий практически не имеет аналогов в истории позвоночных. На этом фоне однотипность строения их мозга выглядит парадоксально. Принципы его конструкции практически не изменялись как у архаичных, так и у современных рептилий. Анатомические различия внешнего строения мозга в основном связаны с количественными, а не качественными изменениями. В соответствии с адаптацией к конкретной среде обитания может преобладать тот или другой отдел мозга, но принципы его строения сохраняются неизменными, а количественное (макроанатомическое) представительство анализаторов или моторных центров варьирует в широких пределах. Эти изменения меньше отражаются на внешней форме мозга, чем у первичноводных позвоночных (см. рис. III-4). Стабильность конструкции головного мозга рептилий говорит о ряде

263

Рис. III-4. Внешний вид головного, спинного мозга и плечевого нервного сплетения рептилий на примере современных диапсид.

а, б — аллигатор; в — варан. Оба вида принадлежат к различным группам диапсид: аллигатор относится к архозаврам, а варан к лепидозаврам. Конструкция их головного и спинного мозга принципиально не отличается от «рептилийного» архетипа.

264

принципиальных приобретений, которые оказались настолько универсальны, что не нуждались в качественной перестройке миллионы лет. Новые по сравнению с амфибиями свойства мозга рептилий дали этой группе значительные эволюционные (поведенческие) преимущества, позволившие освоить всю сушу, воздушную и водную среду.

§ 36. Общий план строения нервной системы рептилий

При масштабном освоении суши мозг рептилий изменился. Однако его морфологические перестройки, на первый взгляд, не были столь принципиальными, как у амфибий. Поверхностный анатомический анализ показывает, что древний «амфибийный» архетип строения центральной нервной системы не подвергся радикальным изменениям (см. рис. III-4; рис. III-5; III-6). Этот поверхностный взгляд на морфологию нервных центров рептилий может ввести в заблуждение. Только рептилии смогли эффективно освоить сушу, доминировать в воде, подняться в воздух и стать первой доминирующей группой позвоночных. Основой для такой широкой и полиморфной радиации был не только бесконечный пищевой ресурс, но и эффективная система управления организмом — мозг. При появлении рептилий произошёл ряд существенных перестроек нервной системы, которые затем стали базовыми для всех амниот. По-видимому, эти изменения были схожими, хотя и могли возникать совершенно независимо. Основная трудность состоит в том, что первичный архетип строения нервной системы был замаскирован дальнейшими адаптивными специализациями. Его реконструкция возможна только при выделении ключевых и повторяющихся структурных элементов в организации мозга рептилий. К сожалению, современные рептилии скромно представлены довольно специализированными видами. Это несколько затрудняет поиск древних конструкций мозга, принадлежавших их далёким предкам.

Рассмотрим общий план строения нервной системы рептилий. Их нервная система развита значительно лучше, чем у амфибий и первичноводных позвоночных. Спинной мозг имеет цилиндрическую форму с плечевым и поясничным утолщениями, соответствующими поясам конечностей. Сзади спинной мозг продолжается, постепенно сужаясь, в начало хвостового отдела позвоночника. Головной мозг более широк и массивен, чем у амфибий, особенно у крокодилов и черепах. Для рептилий характерны изгибание ствола и стремление крупных полушарий надвинуться на лежащие позади промежуточный и средний мозг (см. рис. III-6; рис. III-7; III-8). Полушария переднего мозга без резких границ переходят в обонятельные луковицы, от которых начинаются обонятельные нервы.

265

Рис. III-5. Голова геккона (*Gekko gekko*) с вписанным в неё головным мозгом и гистологические срезы через основные отделы.

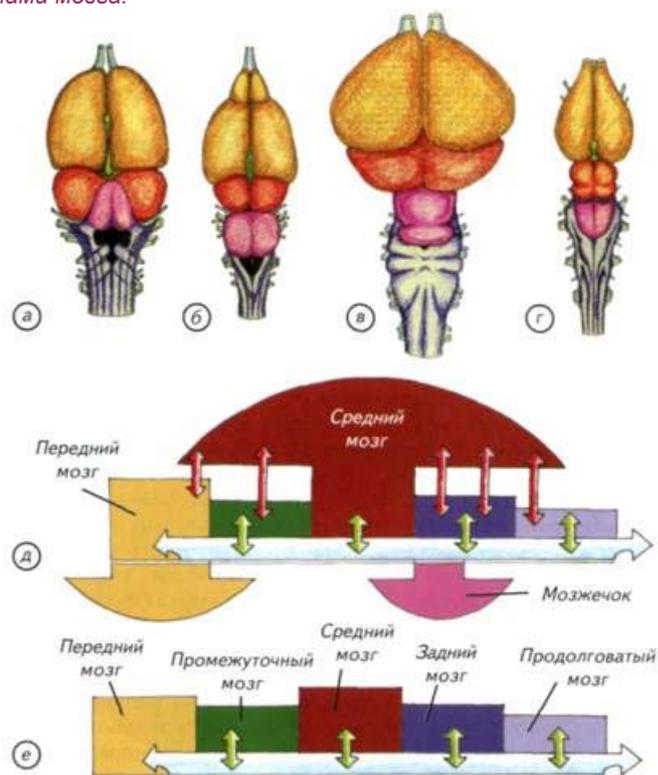
а — полушария переднего мозга; б — промежуточный мозг; в — средний мозг; г — задний мозг; д — каудальный конец продолговатого мозга; е — спинной мозг. Срезы соответствуют уровням расположения и обозначениям сечений на схеме.

266

267

Рис. III-6. Головной мозг современных рептилий различных систематических групп и схема мозга анмний и холоднокровных амниот.

а — хамелеон (*Chamaeleo lateralis*); б — красноухая черепаха (*Pseudemys scripta*); в — аллигатор (*Alligator mississippiensis*); г — сетчатый питон (*Python reticulatus*); д — схематическое изображение мозга рептилий; е — схема мозга амфибий. Голубые и зелёные стрелки показывают связи между отделами мозга. Грибовидные расширения над двойной полосой обозначают ассоциативный центр, а под полосой — адаптивное увеличение размеров отдела. Красные стрелки показывают связи ассоциативного отдела с другими отделами мозга.



268

к

269

Рис. III-7. Гистологическое строение рептилий и ассоциативных центров головного мозга.

а — фронтальный срез через полушария переднего мозга с основными ассоциативными кортикальными структурами, расположенными между маркёрами границ; б — срез через многослойную крышу среднего мозга геккона; сагиттальный срез через теменную глаз (в) и лабиринт (г) *Lacerta agilis*; д —

*сагиттальный срез через эмбрион *L. agilis* перед вылуплением. Объем головного мозга новорожденной ящерицы может достигать 1/5 объема тела, что отражает его значимость для молодого животного.*

270

Поведение рептилий построено на врожденных реакциях, которые заметно индивидуализируются в процессе жизни. Этому способствует продолжительность приобретения индивидуального опыта. Крупные черепахи живут до 150-250 лет, змеи и ящерицы — 7-25 лет, а крокодилы — до 70-80 лет. У многих рептилий очень большую роль играет обучение. Они легко приручаются и быстро осваивают лабиринт или зрительные условные сигналы. Черепахи, принадлежащие к древнейшим анапсидам, могут вторично узнать фигуру, нарисованную сплошной линией, даже если она очерчена пунктиром или повёрнута на небольшой угол. Ящерицы и змеи способны к некоторому прогнозированию развития событий. Это позволяет им преследовать добычу уже после того, как она скрывается из виду. Однако водяные ужи, обученные правильно проходить Т-образный лабиринт, после линьки всё забывают. Аналогично ведёт себя шипохвост, который, привыкнув к новой территории, забывает её после кратковременного охлаждения. Крокодилы проявляют довольно изощрённую заботу о потомстве. Они готовят кучи из земли, листвы и веток, куда откладывают яйца. Пока зародыши развиваются, крокодилы косвенными способами контролируют температуру и охраняют кладку, а затем выкапывают вылупляющихся потомков.

У рептилий известна иерархическая организация компактных групп. Доминирующей игуане уступают место не только на своей территории, но и на соседних, когда она направляется на охоту в общие нейтральные зоны. Иерархия у гигантских черепах Галапагосских островов выражается в строго установленном порядке следования друг за другом во время миграций. Групповая организация рептилий является одной из сложных форм общественного поведения, которая была достигнута у холоднокровных животных. Перечисленные особенности современных животных только косвенно отражают зоопсихологические достижения вымерших рептилий. Однако всё разнообразие их поведения базируется на головном мозге общего архетипа, который заслуживает отдельного рассмотрения.

§ 37. Ассоциативный центр мозга рептилий

Рассмотрев общий план строения нервной системы, следует отдельно остановиться на новых принципах организации и работы мозга, впервые реализованных у рептилий. Нервная система архаичных амниот стала логически развитием строения удачной амфибной конструкции. Однако мозг амфибий практически выполнял функцию сложного рефлекторного аппарата, а его интеллектуальные возможности остались невостребованными. Эволюция амфибий решалась мышцами, зубами, линейными размерами и масштабами

271

Рис. III-8. Сагиттальный (а) и горизонтальный (б) гистологические срезы через голову ящерицы (*Lacerta agilis*) в конце эмбрионального развития.

Относительный размер мозга в несколько раз больше, чем у амфибий. К моменту вылупления рептилии обладают эффективным вестибулярным аппаратом, зрением, слухом и обонятельной системой.

272

размножения. Шло элементарное освоение пищевых ресурсов, где для развития сложного поведения не было ни места, ни биологической необходимости. Со следами этого периода эволюции позвоночных мы сталкиваемся, пытаясь выработать условные рефлексы у различных представителей современных амфибий. Крайне низкая обучаемость и отсутствие долговременной памяти для накопления индивидуального опыта показывают, что сложных поведенческих задач перед древними амфибиями никогда в их эволюции не стояло.

Особенности развития органов чувств и признаки сложного поведения рептилий базируются на особенностях структурной организации головного мозга. Мозг рептилий отличается от мозга амфибий как в количественном, так и в качественном отношении. До появления амниот стратегии поведения или реакция на конкретный раздражитель выбирались по принципу доминантности (см. рис. III-6, е). Этот принцип состоит в том, что выраженного крупного ассоциативного центра мозга у многих первичноводных позвоночных или амфибий нет (см. рис. III-6, е). Выбор формы поведения происходит на основании сравнения активностей примерно равноценных отделов мозга, обслуживающих различные органы чувств. Решающее значение играет уровень возбуждения мозговых аналитических центров одного из анализаторов. Представительство органа чувств, достигшее в мозге наибольшего возбуждения, и становится основной областью для принятия решения. После выбора одной из инстинктивных реакций происходит её поведенческая реализация. Этот процесс осуществляется под контролем того же простого сравнения доминантностей. Если в процессе осуществления реакции возникает новое раздражение, которое изменяет соотношение возбуждений органов чувств, то поведенческая реализация инстинктивного процесса останавливается. Каждая конкретная ситуация отличается от предыдущей, но задействуется тот же набор органов чувств. Если наибольшее возбуждение достигается в той же сенсорной системе, то поведение сохраняется, а если в другой, то изменяется. Поскольку абсолютно идентичные условия в естественной жизни практически не встречаются, поведение даже самых примитивных анамний будет бесконечно разнообразно. Следовательно, поведение каждой особи будет индивидуальным с довольно высокой динамической адаптивностью.

Первые признаки ассоциативного центра ПОЯВИЛИСЬ ещё в мозге амфибий. У них таким центром мог стать средний или промежуточный мозг. Для этого были все основания. В промежуточном мозге находятся нейроэндокринные центры, контролирующие половое поведение, миграции и энергетический баланс организма ананний. Через

273

288

Возникновение мозга птиц

Птицы представляют собой обособленный класс теплокровных, двуногих и обычно летающих амниот. Они покрыты специализированными роговыми придатками — перьями. Современные птицы лишены зубов, но обладают удлинёнными челюстями, которые образуют клюв. Наземное передвижение обеспечивают парные задние конечности. Передние конечности видоизменены в крылья, приспособленные для полёта. Большинство птиц способны летать. Они могут находиться в воздухе очень долго и перелетать на большие расстояния. Сезонные миграции могут составлять несколько тысяч километров. В стабильном климате многие птицы не мигрируют или перемещаются на небольшие расстояния.

Летают не все птицы. Пингвины, киви и страусы не обладали этой способностью или утратили её вторично. Птицы — яйцекладущие животные. Все птицы откладывают яйца, но не все их насиживают и заботятся о птенцах. Для нормального развития зародышей необходима контролируемая температура окружающей среды. Это достигается насиживанием яиц, устройством защищённых гнёзд или созданием специальных конструкций, где температура поддерживается за счёт химических реакций распада. Поведение птиц крайне сложно и разнообразно, как и их внешний вид (рис. III-11). У птиц в разных пропорциях встречается инстинктивное и ассоциативное поведение и сохраняется способность к обучению на протяжении всей жизни. Многие птицы обладают хорошей памятью и могут осуществлять несложную инструментальную деятельность. Они легко обучаются решать простые задачи и подражать человеческому голосу. «Слова», произносимые птицами, являются эмоциональным символом ситуационного настроения, в котором они их запомнили, а не результатом рассудочной деятельности.

В отличие от всех рассмотренных выше групп животных, птицы любят играть друг с другом или с различными предметами. Они первые среди животных смогли заниматься деятельностью, не приносящей непосредственной биологической выгоды. Мозг птиц обеспечивает возможность предвидения событий. Они рассчитывают своё поведение на несколько шагов вперёд, что уже характерно для высших млекопитающих и человека. Это сходство сложного поведения с поведением млекопитающих свойственно относительно небольшой группе попугаев, врановых, хищных и некоторых других видов. Поведение большинства птиц контролируется преимущественно врождёнными

289

Рис. III-11. Разнообразие птиц.



290

294

Столь подробное описание морфологических особенностей строения продиктовано уже упомянутой парадоксальной специализацией птиц. Скелет, покровы, кровеносная, выделительная и дыхательная системы имеют столько специфических особенностей, что их вполне хватило бы для гарантированного исчезновения любой другой группы позвоночных. Исключение составляет нервная система птиц. Во всех систематических группах птиц она построена удивительно однотипно. Анатомически различия обычно сводятся к размерам головного мозга (рис. III-12), а видовые особенности выявляются только на цитоархитектоническом уровне. Она столь же специализирована, как и другие органы, но обладает уникальным архетипом строения, который оказался пригодным для всех форм адаптивного поведения и сред обитания.

§ 43. Нервная система и органы чувств птиц

Нервная система птиц состоит из центрального и периферического отделов. Головной мозг птиц крупнее, чем у любых современных представителей рептилий. Он заполняет полость черепа и имеет округлую форму при небольшой длине (см. рис. III-12). Самый крупный отдел — передний мозг. Он состоит из двух полушарий с гладкой поверхностью или слабо обозначенными продольными углублениями. Эти углубления не являются истинными бороздами, а отражают границы слоёв внутренних ядер (рис. III-13, а, б). Только у попугаев можно заметить небольшое морфологическое обособление височной доли полушарий. Основной объём полушарий занимают подкорковые ядра, кора имеет рудиментарное строение и занимает небольшую часть верхней стенки мозга. Полушария переднего мозга простираются назад до контакта с мозжечком. Следствием разрастания переднего мозга назад, а мозжечка — вперёд является то, что промежуточного мозга снаружи совсем не видно, хотя его можно определить по выросту эпифиза. Эпифиз у птиц развит незначительно, а гипофиз достаточно крупный. Средний мозг сильно развит, но из-за бокового расположения имеет нехарактерную внешнюю морфологию. Передние выпячивания крыши среднего мозга сдвинуты латерально. Их часто называют зрительными долями (*Lobi optici*). Мозжечок состоит из массивной средней части (червя), пересекаемой обычно 9 извилинами, и двух небольших боковых долей, которые гомологичны клочку мозжечка млекопитающих. Задний и продолговатый мозг имеет два резких изгиба, обусловленных ориентацией и подвижностью головы птиц.

Гистологическое строение головного мозга птиц существенно отличается от такового у других групп позвоночных. Уже у амфибий можно выявить старый и древний стриатум, септум и в зачаточном виде базальные ядра переднего мозга. У рептилий появляется новый

295

Рис. III-12. Головной и спинной мозг птиц.

Головной мозг птиц обладает крайне стабильной анатомией. Он укорочен в rostroкаудальном направлении, а на его поверхности видны только парные полушария переднего мозга, крупный мозжечок и передняя часть крыши среднего мозга. Внешняя форма головного мозга практически не отличается даже у отдалённых видов.

а, в — хохлатый осоед (*Pernis ptilorhynchus*); б — серый гусь (*Anser anser*); г — павлин (*Pavo cristatus*).

296

стриатум, который становится доминирующей структурой переднего мозга (см. рис. III-12; III-13, а). Важно подчеркнуть, что новый стриатум возникает у птиц вопреки развитию зачаточного неокортекса рептилий. Иначе говоря, у рептилий получили значительное развитие структуры стриатума и септума переднего мозга. Они расположены в базальных частях переднего мозга птиц и развиты намного лучше, чем у рептилий (см. рис. III-13, а). Однако рептилии приобрели и зачаточные корковые структуры переднего мозга, которые сформировались в результате развития дополнительной (половой) обонятельной системы. Эти структуры стали выполнять у рептилий функции нового интегративного мозгового центра на базе переднего мозга. Казалось бы, дальнейшее развитие корковой системы переднего мозга гарантировало бы птицам необходимые поведенческие преимущества. Тем не менее этого не произошло. У птиц корковые структуры, впервые появившиеся в переднем мозге рептилий, носят откровенно рудиментарный характер.

Эволюция корковых структур переднего мозга рептилий полностью остановилась у птиц. Зачатки палео-, архи- и неокортекса практически не играют роли в контроле поведения, поскольку обоняние у птиц развито намного меньше, чем у рептилий. У большинства современных птиц нет развитого обоняния, а вомероназальная система полового обоняния у них вообще отсутствует. По-видимому, в период отделения предков птиц из общего рептилийного ствола обоняние перестало играть для них какую-либо роль. Крупный передний мозг остался функционально неустребован и стал морфологическим субстратом для возникновения ассоциативных центров. Зачаточные корковые структуры не могли играть существенной роли на фоне «освободившихся» от своих функций огромных ядер стриатума и септума. Неустребованная нейронная система этих структур надолго обеспечила мозг птиц резервами памяти и возможностями развития сложного адаптивного поведения.

Следы кортикальных структур переднего мозга птиц расположены только в дорсальной зоне полушария, а большую часть мозга занимают стриатум, септум и неостриатум. Функции ассоциативного центра в переднем мозге птиц выполняют чрезвычайно развитые структуры стриатума (рис. III-14, а). Однако историческое название «гиперстриатум» не отражает реального происхождения этого центра птиц. Ранее считалось, что гиперстриатум возник из стриатума и является его гомологом. Специальные исследования кинетики пролиферации и миграции нейробластов у птиц позволили установить, что гиперстриатум состоит из нейронов различного происхождения.

297

Рис. III-13. Цитоархитектоника головного ядерного мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (*Strix aluco*).

Буквы сечений на схеме мозга соответствуют обозначениям гистологических срезов.

Микрофотографии гистологических срезов сделаны в соответствии с линиями, показанными на цветной схеме мозга с латеральной поверхности. Оранжевый цвет — передний мозг, красный — средний мозг, фиолетовый — мозжечок, синий — задний и продолговатый мозг.

298

Они по большей части мигрируют из латеральной (*paleopallium*) и новой коры (*neopallium*). Особенностью развития стриатума стало формирование структур ядерного типа, а не стратифицированных корковых образований. У птиц и рептилий разрастание стриатума приводит к экспансии дорсального внутрижелудочкового бугорка, который практически полностью занимает полость латеральных желудочков (см. рис. III-14, а). Гиперстриатум птиц (рептилии имеют его признаки) выполняет функции новой коры. Он представляет собой высший ассоциативный центр, который определяет принятие решений и является ОСНОВНОЙ зоной хранения индивидуального опыта. Через стриатум осуществляются контроль за двигательными функциями и связь с лимбической системой (Northcutt, 1981).

Спинной мозг птиц развит очень хорошо. Он образует большие утолщения в плечевой и поясничной области, откуда отходят нервы передних и задних конечностей (см. рис. III-12, а). В поясничном утолщении верхняя стенка спинного мозга расходится, и центральный канал расширяется в ромбовидный синус, покрытый сверху только мозговыми оболочками. Спинномозговые нервы соединяются у птиц корешками ещё в канале позвоночного столба и выходят между дугами или через отверстия слившихся позвонков. В плечевом сплетении обычно участвуют 4 нерва, реже 3, а у страусов — только 1 нерв. Для управления задними конечностями у птиц существует два сплетения: поясничное и седалищное, или крестцовое. Поясничное сплетение обычно состоит из 3, но у страусов может включать и 5 нервов. Седалищное сплетение у всех птиц состоит из 4 крестцовых нервов.

Черепно-мозговые нервы у птиц представлены 12 парами, которые начинаются по отдельности. Обонятельный нерв (I) идет от нижней поверхности обонятельной доли, которая спереди и снизу примыкает к полушариям переднего мозга. Зрительные нервы (II) после хиазмы плавно переходят в средний мозг, а блуждающий нерв, как и у рептилий, идёт из черепа далеко назад, иннервируя сердце, лёгкие, пищевод и

желудок. В отличие от рептилий, добавочный нерв (XI) представлен тонкой веточкой блуждающего нерва, а подъязычный (XII) нерв имеет корешки, отходящие как от продолговатого, так и от спинного мозга (Савельев, 2001).

Симпатическая нервная система птиц построена по общему для всех позвоночных принципу. Однако у птиц в шейной части расположен большой симпатический нерв, часто называемый пограничным стволом. Он лежит в канале, образованном двукорневыми началами поперечных отростков позвонков. Участок этого нерва прилежит к сонным артериям, а далее кзади симпатический нерв находится в

299

Рис. III-14. Строение полушария переднего мозга и зрительных долей среднего мозга птиц на примере обыкновенной неясыти (*Strix aluco*, а) и сизого голубя (*Columba livia*, б).

Микрофотографии соответствуют линиям, показанным на цветной схеме мозга. Оранжевый цвет — передний мозг, красный — средний мозг, фиолетовый — мозжечок, синий — задний и продолговатый мозг.

300

канале, образуемом головками и бугорками рёбер, и только в поясничной области он лежит свободно.

По строению органов чувств птицы имеют несколько отличий от остальных животных. Осязание многих птиц (кулики, утки) сосредоточено в челюстном аппарате, где расположены специализированные механорецепторы (тельца Гранди и Хербста). Осязательные тельца расположены в коже у основания крупных перьев и сконцентрированы в восковице, покрывающей основание клюва. Совы обладают особыми осязательными перьями, расположенными вокруг клюва. У дятлов, дроздов, попугаев и глухарей осязательные функции выполняет язык, весьма богатый нервными окончаниями; в нём присутствуют преимущественно различные типы механорецепторов, а не вкусовые сосочки. Птицы пользуются языком как органом осязания. Вкусовые рецепторы у большинства птиц развиты плохо, поскольку птицы обычно заглатывают пищу, не измельчая её в клюве.

Зрение птиц чрезвычайно острое. Глаз способен к аккомодации и обладает рядом морфологических особенностей, позволяющих эффективно ориентироваться, успешно охотиться и издалека определять качество пищи. В сетчатке глаза птиц плотность фоторецепторов намного больше, чем у других позвоночных. В центральной части глаза расположен наклонный гребень, где сосредоточены светочувствительные клетки. Поскольку оптическая проекция растягивается на наклонной плоскости гребня, птицы видят эту часть изображения увеличенной в 0,25-1,2 раза. Дополнительным приспособлением, улучшающим цветовосприятие, являются масляные капли в колбочках сетчатки. Они функционируют, как цветные фильтры, что позволяет различать больше оттенков в световом диапазоне электромагнитных волн. Зрительная система птиц позволяет воспринимать объекты, излучающие в ультрафиолетовом диапазоне, и поляризованный свет. Некоторые перелётные птицы могут непосредственно воспринимать направление электромагнитных полей, что позволяет им ориентироваться в любой точке на поверхности Земли.

У птиц отлично развит слух. Орган слуха состоит из внутреннего, среднего и зачатков наружного уха. Птицы воспринимают звуковые сигналы очень широкого диапазона. В этом отношении они могут намного превосходить многих млекопитающих как по диапазону, так и по чувствительности к слабым звукам. У птиц хорошо развит вестибулярный аппарат. Он состоит из полукружных каналов, отвечающих за рецепцию, связанную с угловым ускорением, и гравитационного рецептора (рецептора линейного ускорения). Все эти компоненты есть и у рептилий. Однако у птиц появился совершенный мозговой центр анализа вестибулярных и кинестетических сигналов — мозжечок.

301

310

времени для адаптации крыльев к движениям в менее плотной среде. «Бег по воде» стал длительным биомеханическим этапом постепенного совершенствования специализированной мускулатуры и неврологических механизмов управления полётом птиц.

Параллельно со становлением системы дыхания, кровообращения и мускулатуры передних конечностей у архаичных птиц возникла и теплокровность. Основной причиной её появления стала охотничья среда предков птиц. Значительное преимущество получали те животные, которые могли максимально долго пребывать в холодной воде (см. рис. III-15). Понятно, что теплокровность стала огромным достижением для птиц. Пребывая в холодной воде дольше, чем их конкуренты, они повышали вероятность добытия пищи и снижали общие энергетические затраты. С нырянием и плаванием в холодной воде, по-видимому, связан и тотальный переход предков птиц к откладке яиц. При этом способе размножения животные избавлялись от необходимости согреть и носить с собой своих будущих потомков. Это позволяло уменьшить массу тела животного, повысить плавучесть и снизить энергетические затраты при плавании и нырянии. Насиживаемые или охраняемые кладки яиц можно было увеличивать постепенно. Самки могли откладывать более крупные яйца, что привело к увеличению размеров молодых животных.

Переход к плаванию и нырянию предопределил появление крыльев, развитых грудных мышц, исчезновение хвоста и развитие хвостовых желёз птиц. Перья, которые позволяли сохранять тепло при плавании и нырянии, нуждались в специальной защите от намочения. В противном случае архаичным птицам приходилось подолгу сушить своё оперение, как и некоторым современным птицам. Не исключено, что хвостовая железа появилась в эволюции птиц довольно поздно. Однако высока вероятность того, что это произошло одновременно с переходом к плаванию.

Следовательно, птицы возникли в несколько этапов. На первом этапе это были небольшие оперённые рептилии, перешедшие к питанию рыбой на мелководье. В связи с новым типом питания протоптицы стали двуногими, а передние конечности долго оставались невооружёнными. Обоняние было в значительной степени утрачено, а зрение стало доминирующим дистантным анализатором. На втором этапе переход к плаванию и нырянию привёл к развитию машущих передних конечностей и мощных грудных мышц. Охота в холодных водах и продолжительное ныряние стали стимулом для развития сложного дыхания, теплокровности и внеорганизменного развития эмбрионов. Передний мозг, утратив функции обонятельного анализатора,

311

стал структурной базой для развития памяти, обучения и ассоциативного мышления птиц. Сложные движения в трёхмерной среде стали причиной развития мозжечка птиц как сенсомоторного центра координации движений. На третьем этапе архаичные птицы перешли к «бегу по воде» при активной работе крыльев. Такой способ быстрого перемещения над водой стал предтечей свободного полёта и создал переходные условия для медленного становления неврологических систем контроля полёта. Свободный полёт возник после увеличения размеров крыльев и изменения геометрии маховых перьев.

§ 45. Адаптивная радиация птиц

В довольно разнообразную группу современных птиц входят летающие и нелетающие птицы. Считают, что перья, пневматичный скелет, воздушные мешки, теплокровность и другие морфологические отличия птиц сформировались в связи с адаптацией к активному полёту, поэтому бескилевые нелетающие птицы и пингвины чаще всего рассматриваются как вторично специализированные группы. Предполагается, что первоначально они были летающими, а затем утратили способность к полёту после перехода к жизни в водной среде или на земле.

По-видимому, ситуация с появлением пингвинов и нелетающих птиц намного более запутанная, чем представлялось ранее. Все современные птицы имеют нервную систему чрезвычайно сходного строения. Это говорит о том, что предками птиц была одна общая группа рептилий. Они были уже настолько неврологически специализированы, что дальнейшие преобразования мозга становились модификационными. Достигнутого уровня адаптивной специализации нервной системы архаичных птиц было достаточно для успешного освоения любой доступной среды обитания.

Опираясь на строение нервной системы, можно предположить следующее развитие событий. Первоначальный архетип нервной системы птиц сформировался у нелетающих рептилий при охоте на мелководье (рис. III-16, а-в). Это событие произошло задолго до начала активного полёта. Крупный мозг, утративший обонятельные функции и специализированный по зрительно-ассоциативному типу, стал базовой структурой для появления вполне конкурентных, но не летающих животных. Вполне возможно, что часть таких архаичных птиц вернулась к жизни на поверхности земли. Они стали наземными насекомоядными или всеядными животными, которые никогда не были способны летать. Такие реверсии в эволюции птиц происходили неоднократно, но достоверно говорить о современных следах этих событий весьма затруднительно. Скорее всего единственным примером такого рода

312

315

Происхождение мозга млекопитающих

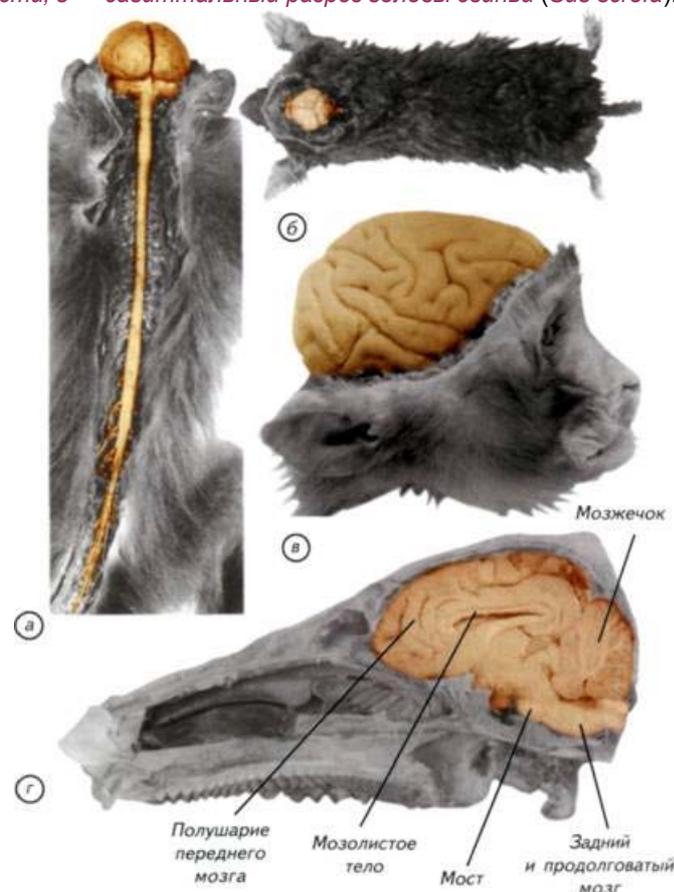
Основные признаки млекопитающих (*Vertebrata*) — волосяной покров, молочные железы и теплокровность (рис. III-17). По меньшей мере два из этих признаков должны присутствовать у каждого представителя группы. У китов, моржей, броненосцев, голых землекопов и некоторых других млекопитающих волосяной покров развит незначительно или отсутствует. Основным отличием млекопитающих считают специальные железы, молоком которых самки выкармливают детёнышей. Млекопитающие имеют также сальные и потовые железы кожи. Эти железы ассоциированы с волосяным покровом и выполняют защитные, коммуникационные и репродуктивные функции. Молочные железы являются эволюционными производными специализированных кожных желёз. Только у млекопитающих есть зрелые эритроциты (красные клетки крови), лишённые ядра. У всех остальных амниот и амниот клетки крови имеют ядра. Столь же глубокие отличия млекопитающих связаны и с головным мозгом. В переднем мозге формируется шестислойная кора, а мозжечок состоит из червя и парных полушарий, которые имеют все млекопитающие (рис. III-18-III-20). Подобных образований головного мозга у других амниот нет (Савельев, 2001).

§ 46. Обзор классификации млекопитающих

Класс современных млекопитающих разделяют на два подкласса: первозвери (*Prototheria*) и настоящие звери (*Theria*). К первозверям относят однопроходных млекопитающих (*Monotremata*), которые могут откладывать яйца, но выкармливают детёнышей молоком и имеют своеобразный волосяной покров. Настоящие звери объединяют две обширные группы НИЗШИХ зверей (*Metatheria*) и высших зверей (*Eutheria*). Низшие звери представляют собой сумчатых млекопитающих американского и австралийского происхождения, а к высшим зверям относят всех остальных млекопитающих, объединённых в 18 обширных и часто искусственных отрядов (см. рис III-17). Основным отличием низших зверей от высших является морфофункциональный тип организации внутриматочного питания эмбрионов и плодов. Низшие звери рожают очень небольших детёнышей, которые скорее напоминают эмбрионов. Их дальнейшее развитие проходит в специальной сумке, куда открываются молочные железы. Высшие млекопитающие рожают, как правило, крупных и более сформированных детёнышей. Развитие эмбрионов и плодов высших млекопитающих обеспечивается

Рис. III-18. Головной и спинной мозг современных млекопитающих.

а — вскрытый головной мозг обезьяны с двумя утолщениями спинного мозга со спинной стороны; *б* — крот (*Talpa europaea*) с отпрепарированным мозгом; *в* — макака-резус (*Macaca mulatta*) с видом на мозг с латеральной поверхности; *г* — сагиттальный разрез головы свиньи (*Sus scrofa*).



320

могут быть меньше 10 см и массой 50-90 г. Среди сумчатых большую группу составляют передвигающиеся на задних конечностях кенгуру (*Macropodidae*). У крупных кенгуру (*Macropus*, *Megaleia*) прыжки достигают 10 м, а скорость движения около 40 км/ч. Прыгая на задних конечностях, кенгуру используют хвост как балансир, что требует хорошей координации движений и контроля за центром тяжести тела. Этим задачам соответствуют развитый мозжечок и неокортекс. У большинства мелких сумчатых лиссэнцефальный (лишённый борозд и извилин) передний мозг. Хищные сумчатые (*Dasyuridae*), австралийские бандикуты (*Peramelidae*) и сумчатые медведи (*Phascolarctidae*) имеют развитую гирификацию или одиночные извилины.

Насекомоядные (*Insectivora*) представляют собой наиболее примитивную в неврологическом отношении группу высших зверей. Строение их головного мозга сохранило множество архаических черт. Он лиссэнцефален, имеет небольшой неокортекс и развитые обонятельные центры (см. рис. III-18; III-19). Биология размножения насекомоядных традиционна и достаточно прогрессивна для млекопитающих. Она включает не только выкармливание детёнышей молоком, но и довольно продолжительную заботу о потомстве. По-видимому, насекомоядные специализировались на заре эволюции млекопитающих, что позволило им сохранить некоторые признаки наиболее древних черт морфологического строения. Надо подчеркнуть, что ежи (*Erinaceidae*), гимнуровые (*Echinosoricidae*), тенрековые (*Tenrecidae*) и кротовые (*Talpidae*) намного примитивнее в неврологическом отношении, чем современные сумчатые. Это делает их привлекательными объектами для эволюционной неврологии. Представители этой группы наиболее близки к архетипу строения мозга древнейших млекопитающих.

Среди всего разнообразия млекопитающих, кроме насекомоядных, следует выделить грызунов и зайцеобразных, которые могут пролить свет на историю прогрессивного развития сложной архитектуры переднего мозга (см. рис. III-18; III-19; III-21). Вместе с тем ни в одной группе животных до млекопитающих мозг не достигал таких гигантских размеров, как у приматов, хоботных и китообразных (см. рис. III-19, г; III-22, б). Ни в одной группе позвоночных не было столь избыточного неврологического субстрата для развития памяти, индивидуального научения и ассоциативного мышления. В головном мозге высших млекопитающих сложились совершенно новые принципы иерархической обработки информации в распределённых системах, которые стали основой для мышления. Мозг высших млекопитающих отличается межполушарной системой связей — мозолистым телом. Это образование состоит из отростков нейронов,

321

Рис. III-19. Головной мозг современных млекопитающих.

а — ёж (Erinaceus europaeus); б — кролик (Oryctolagus cuniculus); в — домашняя корова; г — афалина (Tursiops truncatus). Головной мозг кролика и ежа лиссэнцефальный, полушария переднего мозга коровы и дельфина содержат большое количество борозд и извилин.

322

323

Рис. III-20. Гистологические срезы через среднюю часть полушарий лиссэнцефального (а, б) и гирифицированного (б) переднего мозга.

а — крыса (Rattus norvegicus); б — бобр (Castor fiber); в — медведь (Ursus arctos).

324

В связи с этим проблема происхождения млекопитающих сводится к поиску среды, которая удовлетворяла бы всем перечисленным требованиям. Она должна быть очень сложной, динамически изменчивой и весьма агрессивной. Для того чтобы представить себе эти условия возникновения млекопитающих, необходимо рассмотреть те неврологические приобретения нервной системы млекопитающих, которые отличают их от ранее рассмотренных амниот.

§ 47. Особенности нервной системы млекопитающих

Центральная нервная система у млекопитающих развита больше, чем у какой-либо другой группы животных. Диаметр спинного мозга обычно несколько больше, чем у других тетрапод (см. рис. III-18, а). Он имеет два утолщения в грудном и поясничном отделах, которые связаны с поясами конечностей. В поясничном отделе люмбальный желудочек известен только у медведей. Мощные пучки восходящих волокон проходят по дорсальной поверхности спинного мозга млекопитающих. Признаки этих волокон впервые появляются у рептилий и птиц, но максимальное развитие они получают только у млекопитающих. Задний мозг млекопитающих хорошо развит и имеет крупный мозжечок. В отличие от мозжечка рептилий и птиц мозжечок млекопитающих состоит из центральной части, или червя, и двух боковых полушарий. Наиболее древней частью мозжечка является червь. Складчатость червя мозжечка хорошо развита у птиц. У млекопитающих по бокам червя мозжечка формируются парные полушария. Однако на развёртках поверхности мозжечка выглядит, как непрерывная и однородная структура. Тем не менее сохранилась старая морфологическая традиция выделять центральную (осевую) часть, называемую червём, и парные полушария мозжечка. На самом деле это только анатомические складки единой поверхности мозжечка. Площадь поверхности мозжечка может достигать огромных размеров. У человекообразных обезьян и многих копытных размеры поверхности борозд и извилин мозжечка могут быть больше, чем коры переднего мозга. Между полушариями мозжечка образуется система связей, которая позволяет клеткам коры мозжечка обмениваться сигналами, приходящими как с правой, так и с левой стороны тела. Эти волокна выходят на наружную поверхность мозга млекопитающих и меняют его анатомическое строение. В результате на базальной поверхности заднего мозга млекопитающих появляется мост, который отсутствует у других амниот (см. рис. III-18; III-19). У сумчатых, грызунов и насекомоядных размер червя не уступает каждому из полушарий, тогда как у приматов и хищных полушария мозжечка больше.

325

Рис. III-21. Внешний вид и разрезы головного мозга однопроходных, трубкозубов, беличьих и приматов (трубкозуб по Edinger, 1911).

а, г — проехидна (Zaglossus); б — трубкозуб (Orycteropus afer); в — белка (Sciurus vulgaris); д — макака-резус (Macaca mulatta). У однопроходных может быть гирифицированный неокортекс, но отсутствует мозолистое тело, соединяющее межполушарными волокнами неокортекс переднего мозга. У плацентарных могут отсутствовать извилины, но мозолистое тело развито очень хорошо.

326

Надо подчеркнуть, что мозжечок не является ни сенсорным, ни моторным образованием. Он стоит в стороне от главных входных и выходных путей и координирует двигательную активность с нервной деятельностью других отделов головного мозга. Одной из важнейших функций мозжечка является интеграция различной соматической информации, поступающей от поверхности тела млекопитающего. Мозжечок также выполняет функции сенсомоторной координации, регуляции мышечного тонуса и поддержания равновесия, входит в состав двигательной системы, но не имеет прямых связей с чувствительными клетками и мускулатурой. Это своеобразная «надстройка» над восходящими и нисходящими путями и центрами ромбовидного мозга.

Мозжечок низших позвоночных соединён с задним мозгом непрерывной пластинкой, в которой пучки волокон анатомически не выделяются. У млекопитающих эти пары столбообразных структур — ножки мозжечка. Через ножки осуществляются связи мозжечка с остальной центральной нервной системой. Задние ножки состоят преимущественно из афферентных волокон, которые приходят из спинного мозга. В средние ножки входят волокна, соединяющие мозжечок и кору переднего мозга. Передние

ножки сформированы из эфферентных волокон, соединяющих мозжечок и средний мозг. Огромный мозжечок млекопитающих возник из-за крайней необходимости анализа сенсорной информации и координации движений. Для обработки сенсорных и соматических сигналов сформировалась сложная кора мозжечка, которая сопоставима по размерам с полушариями переднего мозга.

Средний мозг представляет собой плотное небольшое тело в виде двух пар возвышений, которые традиционно носят название четверохолмия (рис. III-22, г). У рептилий и амфибий крыша среднего мозга состоит из двух возвышений, в основном связанных с сетчаткой глаза. У млекопитающих они сохраняют свои функции и расположены в передней зоне четверохолмия. Появление задних бугорков среднего мозга обусловлено развитием слухового аппарата млекопитающих. Они являются слуховыми центрами и отражают уровень развития слуховой системы у конкретного вида. По соотношению бугорков четверохолмия можно судить о преобладании одного из органов чувств. У копытных и хищных наиболее развиты передние бугорки четверохолмия, которые связаны со зрением, а у китообразных, рукокрылых и уконоса преобладают слуховые задние бугорки. Однако крыша среднего мозга у зверей играет второстепенную роль в обработке как зрительной, так и слуховой информации. Роль ведущих центров начинают выполнять специализированные поля новой коры. Промежуточный мозг полностью

327

Рис. III-22. Гистологические срезы через мозг тупайи, дельфина, неокортекс бородавочника и ствол мозга кролика.

а — тупайя (Tupaia tana); б — афалина (Tursiops truncatus); в — неокортекс бородавочника (Phacochoerus aethiopicus); г — мозжечок, четверохолмие крыши среднего мозга и таламус промежуточного мозга кролика (Oryctolagus cuniculus). ВБ — верхний бугорок; НБ — нижний бугорок.

328

скрыт под полушариями переднего мозга. В нём хорошо развит эпифиз, а воронка, как и у всех позвоночных, завершается крупным гипофизом. Этот отдел выполняет преимущественно нейроэндокринные функции и регулирует половую активность млекопитающих.

Внутри головного мозга находится сложная система мозговых желудочков. Полость спинного мозга переходит в ромбовидную ямку продолговатого мозга, которая носит название IV мозгового желудочка. Его передний край у большинства млекопитающих прикрыт мозжечком. Кпереди от мозжечка IV желудочек переходит в силвиев водопровод — канал, проходящий под средним мозгом и ведущий в III желудочек. III желудочек представляет собой довольно узкое пространство между внутренними стенками промежуточного мозга. Спереди он сообщается с двумя боковыми желудочками через монровы отверстия. I и II желудочки лежат внутри полушарий переднего мозга. Впереди III мозгового желудочка вследствие местного сращения полушарий вокруг треугольного пространства образуется так называемый V мозговой желудочек. Этот желудочек свойствен только млекопитающим. Разветвлённая система желудочков даёт возможность эффективно поддерживать водно-солевой обмен головного мозга (см. § 5, 7).

Основным отличием строения мозга млекопитающих от мозга рептилий и птиц являются крупные парные полушария переднего мозга и мозжечка (см. рис. III-18; III-19). Поверхность полушарий переднего мозга млекопитающих может быть гладкой — лиссэнцефальной или складчатой — с бороздами и извилинами. Полушария переднего мозга млекопитающих разрастаются вбок и кзади, покрывая собой промежуточный мозг, часто также средний мозг, а у приматов и китообразных — продолговатый мозг (см. рис. III-19; III-22). Полушария переднего мозга имеют неправильную овальную форму и более или менее расширены сзади. У многих млекопитающих самых разнообразных групп (насекомоядные, грызуны, зайцеобразные) полушария гладкие, без борозд и ИЗВИЛИН. У большинства высших млекопитающих в коре формируются борозды и извилины (см. рис. III-19-III-21). Однако извилины бывают развиты в различной степени даже в пределах одного отряда. Мозг низших приматов практически лишён борозд и извилин, тогда как у высших приматов они сходны с извилинами мозга человека (см. рис. III-22). С увеличением размеров полушарий непосредственно связано появление мозолистого тела — обширной зоны волокон, соединяющих левое и правое полушария. Это образование характерно для мозга высших млекопитающих, но отсутствует в мозге однопроходных и сумчатых (см. рис. III-18-III-21).

329

330

организацию. Кора переднего мозга млекопитающих имеет сходное строение со слоистой крышей среднего мозга низших позвоночных. Неокортекс млекопитающих имеет шестислойное строение. У взрослых млекопитающих различных видов кора может значительно различаться как по толщине, так и по выраженности отдельных слоёв (см. рис. III-22). Известно, что у животных с лиссэнцефальным мозгом поперечник коры больше, чем у животных с полушариями переднего мозга, имеющими борозды и извилины. Так, у бобров поперечник коры несколько больше, чем у человека и медведя, а у дельфина афалины меньше почти в 2 раза. При всём разнообразии вариантов строения неокортекса шестислойность коры млекопитающих не вызывает сомнения (см. рис. III-22; рис. III-23-III-26).

I — молекулярный слой (lamina molecularis, lamina zonalis) — самый наружный слой коры, который содержит редкие клеточные тела.

II — наружный гранулярный слой (lamina granularis externa) состоит из небольших и плотно расположенных клеточных тел. В моторных областях этот слой может включать небольшие пирамидные клетки, которые распространяют свои волокна на поверхности мозга или в молекулярном слое.

III — наружный пирамидальный слой, или слой наружных пирамид (lamina pyramidalis externa). В этом слое преобладают пирамидные нейроны, которые крупнее во внутренних зонах слоя и мельче — в наружных.

IV — внутренний гранулярный слой (*lamina granularis interna*). Этот слой состоит из плотно расположенных как пирамидных, так и непирамидных клеток.

V — пирамидальный слой (*lamina pyramidalis*). В этом слое расположены преимущественно клетки округлой формы, которые посылают свои волокна к пирамидным нейронам.

VI — слой полиморфных клеток (*lamina multiformis*). В нём находятся веретеновидные, округлые и модифицированные пирамидные клетки.

В неокортексе млекопитающих есть пирамидные клетки, которые отсутствуют в мозге других позвоночных. В моторной коре находятся особенно крупные пирамидные нейроны, носящие название клеток Беца (см. рис. III-24). Эти нейроны посылают свои длинные отростки к мотонейронам спинного мозга и в двигательные ядра черепно-мозговых нервов. Их гигантский размер предопределён масштабами метаболической и функциональной активности.

331

Рис. III-23. Основные эволюционные приобретения мозга млекопитающих на примере домашней собаки (*Canis familiaris*).

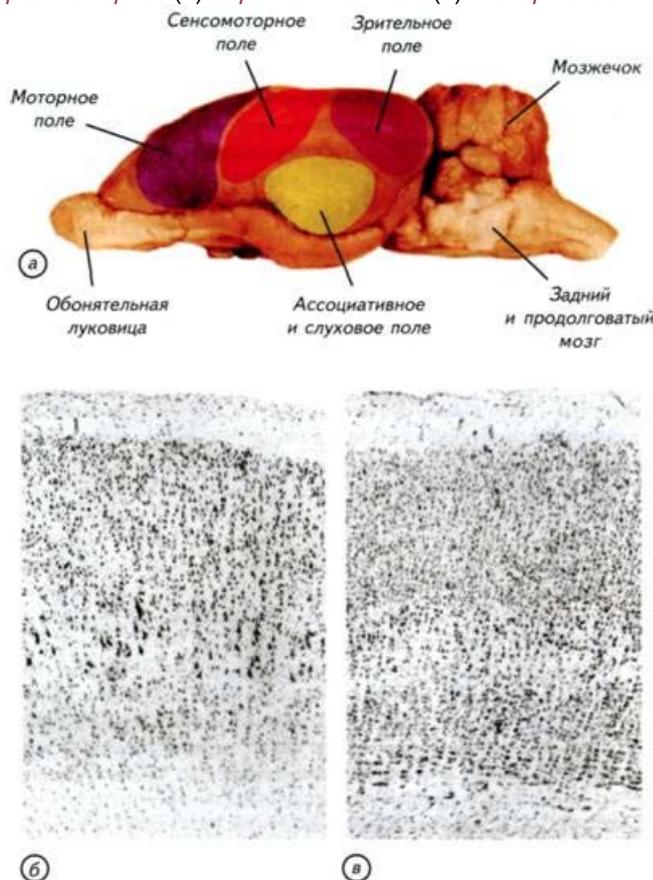
Неокортекс с развитыми извилинами и появление распределённых морфофункциональных полей на поверхности полушарий сняли ограничение на увеличение размеров мозга (а). Формирование развитого мозжечка с огромными парными полушариями решило проблему дифференциальной соматической чувствительности и координации положения тела в пространстве (б).

332

333

Рис. III-24. Головной мозг кролика (*Oryctolagus cuniculus*) с нанесёнными на поверхность полушария основными функциональными полями неокортекса (а) и цитоархитектоника моторных и сенсорных полей коры.

Гистологический срез через моторное (б) и зрительное поле (в) неокортекса.



334

335

Рис. III-25. Дорсальная поверхность головного мозга млекопитающих.

а — кролик (Oryctolagus cuniculus); б — шимпанзе (Pan troglodytes); в — лев (Panthera leo); г — обыкновенная игрунка (Callithrix jacchus). Уровень развития поведения млекопитающих только отчасти коррелирует с организацией борозд и извилин в полушариях переднего мозга. Значительную роль в гирификации играют размеры кортикальных полей различных сенсорных систем. Это маскирует реальные ассоциативные возможности вида. Мозг кролика и примата может быть лиссэнцефален, тогда как специализированный хищник (лев) может обладать гирифицированным мозгом, как у «интеллектуального» примата (шимпанзе).

336

его частью. Функциональные зоны коры имеют упорядоченное внутреннее строение. В каждой зоне или поле можно выделить своеобразные модули вертикальной упорядоченности организации коры. В самом обычном случае модуль представляет собой колонку или клубочек, в который включаются клетки, расположенные по всей толщине коры. Колонкой минимального размера обычно считают группу из 110 нейронов, расположенных между парой капилляров, проходящих через поперечник коры. Клетки колонок связаны с обработкой конкретного частного сигнала и рассматриваются в качестве локального функционального модуля. Более НИЗКИЙ уровень организации уже связан с межклеточным взаимодействием на уровне нейронов. Для неокортекса известны закономерности появления ШИПИКОВ на отростках нейронов при развитии животных в обогащённой среде или при обучении. Чем богаче впечатлениями среда, в которой развивается млекопитающее, тем больше межклеточных контактов возникает между нейронами коры. Существование субстрата, связанного с сохранением индивидуального опыта, показывает, что возникновение неокортекса было ключом к расширению приспособительных возможностей млекопитающих.

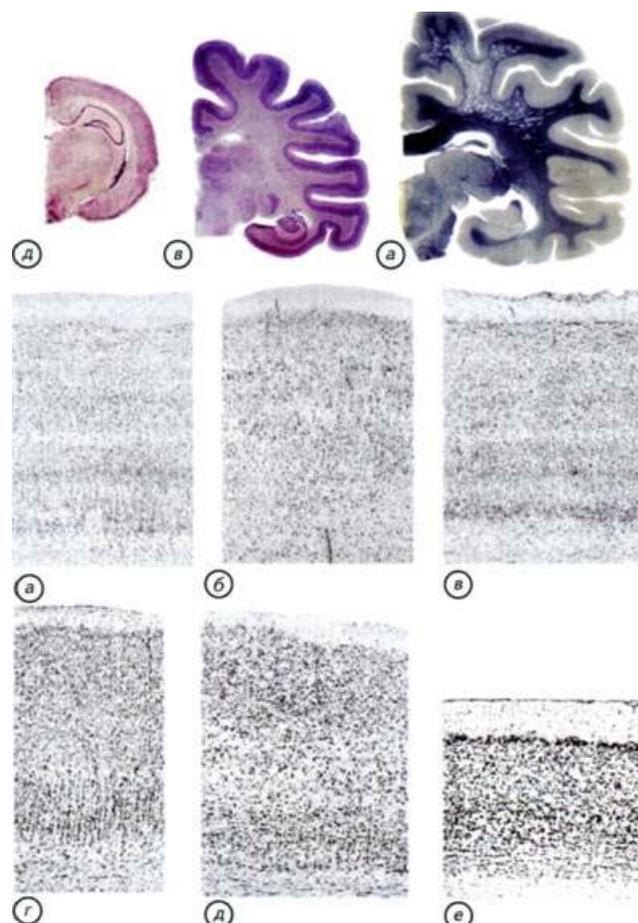
§ 48. Органы чувств млекопитающих

Органы чувств млекопитающих имеют ряд особенностей, которых нет у позвоночных других групп. У млекопитающих хорошо развит орган обоняния. В отличие от птиц он состоит из основного органа обоняния и вомероназальной системы. Основной орган обоняния используется для традиционных типов хеморецепции, а вомероназальная система (якобсонов орган) — для рецепции половых запахов. Развитие системы полового обоняния рептилий стало причиной возникновения корковых образований переднего мозга (см. § 39). Эти небольшие скопления клеток у поверхности полушарий переднего мозга не предвещали своим обладателям особых неврологических перспектив. Однако именно у млекопитающих эти структуры стали морфологической основой для возникновения шестислойной коры. Развитие коры переднего мозга свидетельствует о том, что у архаичных млекопитающих обоняние, особенно на первых этапах, играло основную роль среди дистантных хеморецепторов.

Слуховая система млекопитающих хорошо развита благодаря появлению наружной слуховой раковины, усложнению строения улитки, развитию среднемозгового и коркового представительства акустического анализатора. У млекопитающих улитка впервые закручивается в спираль, которая у китообразных делает 1,5 оборота, у человека —

337

Рис. III-26. Цитоархитектоника слуховых полей неокортекса.

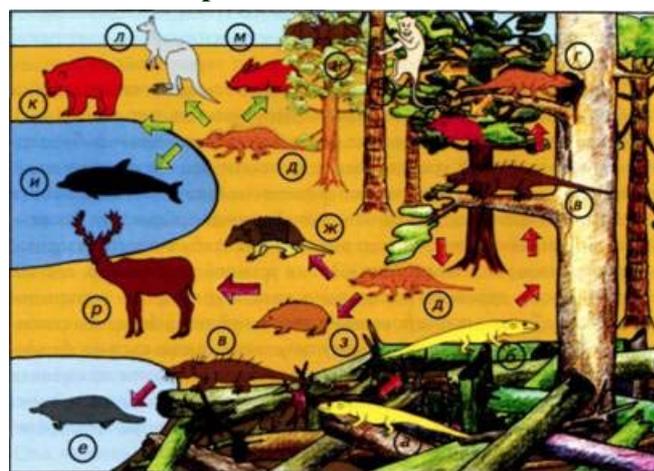


а — орангутан (*Pongo pygmaeus*); б — шимпанзе (*Pan troglodytes*); в — гиббон (*Hylobates lar*); г — кошка (*Felis catus*); д — крыса (*Rattus norvegicus*); е — крот (*Talpa europaea*). Обозначения срезов через левое полушарие соответствуют обозначениям участков коры.

338

343

Рис. III-27. Происхождение млекопитающих.



Рептилийные предки млекопитающих, покинув карбоновые растительные завалы, перешли к обитанию на ветвях деревьев (а-в). Переход к обитанию на деревьях стал ключевым событием для начала эволюции мозга млекопитающих. Ветви деревьев стали переходной средой для развития сенсорных и моторных систем млекопитающих. В кроне деревьев у архаичных млекопитающих сформировалась соматическая рецепция, построенная на свободных нервных окончаниях, оплетающих волосяные сумки и стержни волос (г). Развитие соматической чувствительности, пространственного зрения и системы сенсомоторной координации движений привело к формированию коры переднего мозга и парных полушарий мозжечка. В коре переднего мозга сформировались представительства соматических, сенсомоторных, зрительных, вкусовых и слуховых центров. Эти неврологические приобретения позволили архаичным млекопитающим освоить сушу и водную среду (в, д, ж-н, р). На всех этапах эволюции млекопитающих происходили «возвраты» к наземным формам жизни. Одними из первых «спустились с деревьев» однопроходные, а затем — сумчатые (в, д, е, л). Значительно позднее к ним

присоединились плацентарные млекопитающие. Рукокрылые с деревьев перешли к полёту, а приматы в основном сохранили свою связь с деревьями.

344

почвенных млекопитающих (голые землекопы) редуцируется даже ВОЛОСЯНОЙ покров. Маловероятно, что развитая соматосенсорная система и волосистой покров могли возникнуть у животных, ведущих полуподземный образ жизни.

По-видимому, рептилийные предки млекопитающих, покинув карбоновые завалы, переместились в кроны деревьев (см. рис. III-27, в, з). Вертикальная «миграция» из плохо освещённых растительных буреломов в сумеречный мир крон деревьев выглядит вполне естественной. Этот переход не был радикальным изменением биологии рептилийных предков млекопитающих. Сохранились аналогичная трёхмерная жизненная среда и значение уже хорошо развитого вестибулярного аппарата. Вполне вероятно, что переход из нижних уровней карбоновых лесных завалов в крону деревьев происходил неоднократно, но с разными результатами. Только после появления первичной специализации головного мозга рептилий по обонятельному типу смогли сложиться необходимые предпосылки для формирования «древесной» группы архаичных млекопитающих. В сумеречных кронах деревьев необходим именно тот набор нейросенсорных, аналитических и репродуктивных приобретений, который известен у современных млекопитающих.

Жизнь макросматиков в кронах деревьев практически исключала размножение в гнёздах или дуплах. Для небольших животных с развитым обонянием чужая кладка яиц была и остаётся идеальной и доступной пищей, поэтому доставшееся от рептилийных предков живорождение получило дальнейшее развитие. Было необходимо максимально продлить внутриутробное развитие эмбриона. Это позволяло избежать формирования гнезда и привязки к конкретной территории. Мать перемещалась за пищей вместе с детёнышем, что повышало вероятность их выживания.

Наиболее простой способ увеличения продолжительности внутриутробного развития связан с отказом от питания эмбриона за счёт желтка. Запасы желтка нельзя бесконечно увеличивать в материнской матке. Намного эффективнее использовать простой диффузионный обмен кислорода, воды и метаболитов между стенкой желточного мешка и маткой. По-видимому, этим способом и была решена проблема внутриутробного развития архаичных млекопитающих. Древесные предки млекопитающих были весьма некрупными животными. Это позволяло им при помощи желтковой плаценты доразвивать эмбрионы до вполне жизнеспособных размеров. Похожую репродуктивную стратегию используют современные сумчатые. Однако их желтковая плацента позволяет вырастить только небольшой эмбрион, который надо переводить в сумку с молочными железами. Поскольку архаичные млеко-

345

350

Теория переходных сред

В основе эволюции нервной системы позвоночных лежат общие морфологические закономерности. Они сводятся к количественным и качественным изменениям в центральной и периферической нервной системе. Однако в отличие от других систем организма, любые структурные изменения вызывают глубокую перестройку поведения. Результатом становится изменение форм взаимодействия организма с внешней средой. Новые морфофункциональные свойства нервной системы не всегда приводят к положительным результатам. Одни из этих свойств становились основой для кратковременного процветания группы или тупиковой специализации, другие давали позвоночным возможность освоить бескрайние ресурсы и открывали перспективные пути эволюции. В естественной истории нервной системы были и остаются морфологические решения, обрекающие своих владельцев как на неизбежное вымирание, так и на процветание. Большинство современных животных представляют собой образцы более или менее удачных, но тупиковых адаптаций. Их исчезновение было предопределено в момент начала структурной специализации нервной системы.

Нервная система обладает одним примечательным свойством: она может практически мгновенно изменить поведение животного и физиологическую активность его органов, а затем столь же быстро восстановить исходную ситуацию. Обратимость быстротечных и абсолютно необходимых изменений делает её бесценным инструментом в биологическом мире. Однако диапазон возможных перестроек нервной системы ограничен её структурой. Мозг может предоставить только тот набор инстинктивных или ассоциативных решений, который обеспечен сенсомоторными системами организма. Медведь не станет махать лапами, даже если реально сможет взлететь. На такие поступки легко решается только цивилизованный человек, поскольку его мозг почти утратил связь с реальным миром планеты. Иначе говоря, все позвоночные животные оказываются пленниками эволюционного прошлого своей нервной системы. Позволяя животным быстро приспосабливаться к сиюминутным изменениям окружающей среды, мозг формирует своеобразные скрытые рамки предельно возможных изменений. Именно эти рамки и предопределяют пределы обратимых адаптивных изменений поведения конкретного вида.

Морфологическая эволюция нервной системы необходима как инструмент по расширению границ адаптивных возможностей. Структурные изменения мозга снимают ограничения с одних поведенче-

351

357

Рис. III-28. Морфологическая организация мозга позвоночных различных систематических групп.

Выше горизонтальной голубой стрелки, обозначающей древние связи между отделами мозга, расположены грибовидные ассоциативные центры отдела, ниже — результаты функциональной специализации. Красные стрелки показывают связи ассоциативного центра, зелёные — древние взаимодействия между отделами. Объяснения в тексте.

358

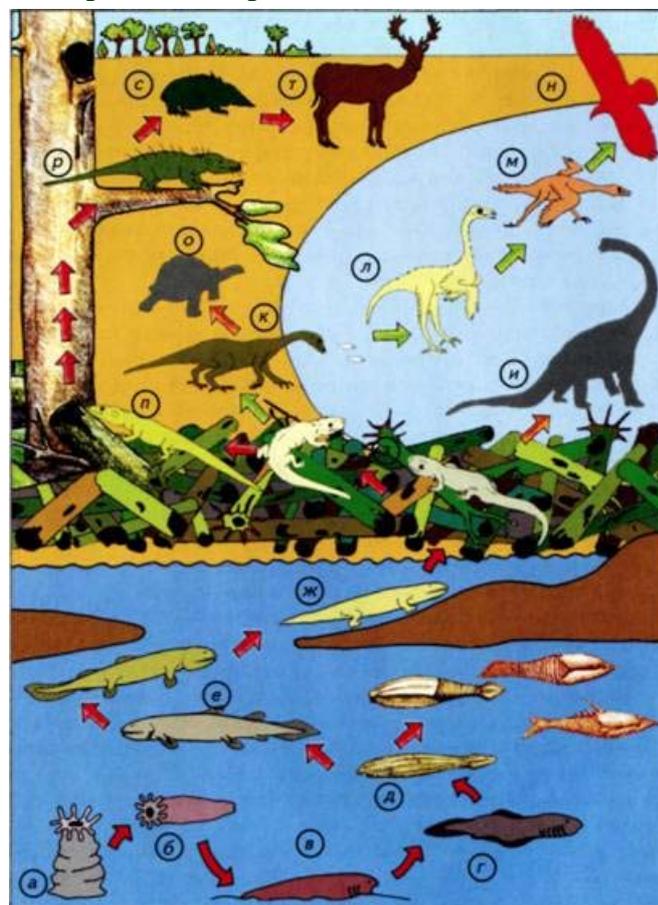
совершенным набором неврологических структур и эффективным ассоциативным центром. С его помощью решались проблемы поиска пищи, конкуренции, избегания опасности и др. Когда наступал период размножения, весь мозг подчинялся новой корковой структуре в стенке переднего мозга. Она стала специализированным центром управления половым поведением, которого не было ни у кого из позвоночных до рептилий. Таким образом, мозг архаичных рептилий стал совершеннейшей системой для решения самых главных биологических задач любого вида — выживания и размножения. Для каждой задачи появилась собственная интегративная система, которая в состоянии перенацелить весь организм рептилий на её решение. С таким поведенческим ресурсом рептилии вышли из своей агрессивной колыбели и очень быстро стали доминирующей группой на планете.

Возникновение мозга птиц нельзя считать принципиальным эволюционным событием, связанным с качественной перестройкой мозга. Птицы, вероятно, должны были исчезнуть вскоре после своего появления. Это была тупиковая адаптивная специализация, которую спасла утрата обоняния. Огромный неврологический субстрат обонятельной системы достался архаичным птицам из-за смены пищевых пристрастий. Перейдя к питанию в мелководных заводях или с плавника, они перестали использовать обоняние в качестве ведущей системы афферентации. Основной анализаторной системой стало зрение, а дополнительной — слух (см. § 43). Добывая пищу в воде, архаичные птицы передвигались на задних конечностях, что постепенно привело к значительному снижению нагрузки на передние конечности и частичной рудиментации кисти. Роль переходной среды в этом случае играло богатое пищей прибрежное мелководье, которое сохранило притягательность для птиц до настоящего времени.

Хотя узкая специализация птиц гарантировала им быстрое вымирание, переход к плаванию и нырянию за пищей привёл к развитию крылоподобных передних конечностей. На этом этапе эволюции птиц, по-видимому, появились пингвины, которые никогда не летали. Ныряние и плавание с использованием передних конечностей создали физические условия для развития полых костей, мощных грудных мышц, системы воздушных мешков лёгких и перьевого покрова. Судя по всему, добывание пищи в холодных водах стало одним из основных стимулов к обретению теплокровности. Крылоподобные плавательные конечности использовались не только для плавания. Древние птицы применили машущие движения передних конечностей для своеобразного «бега по воде», который стал переходной фазой к активному полёту (см. § 44).

359

Рис. III-29. Переходные среды в эволюции мозга позвоночных.



а-г — происхождение хордовых в илостых мелководьях; д-ж — выход на сушу через водно-воздушные лабиринты; з, п — возникновение амфибий и рептилий в карбоновых растительных завалах; к-н — формирование птиц в водной среде; п-т — появление млекопитающих в кронах деревьев; и, о — специализация рептилий.

360

362

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992.
 Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. - М.: Наука, 1964.
 Гессе Р. Тело животного как самостоятельный организм. - СПб: изд-во А.Ф. Девриена, 1913.
 Дьюсбери Д. Поведение животных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1981.
 Заварзин А.А. Избранные труды. Т. 3. - М.-Л.: изд-во АН СССР, 1950.
 Иванов А.В. Современная эволюционная морфология. - М.: Наука, 1991.
 Иванова-Казас О.М. Морфогенетические процессы при разных типах размножения и в ходе регуляций. - Л.: изд-во ЛГУ, 1974.
 Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. - М.: Наука, 1978.
 Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. - СПб: Наука, 1995.
 Курочкин Е.Н. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // В кн.: Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. - Казань, 2001. - С. 68-96.
 Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992.
 Ливанов Н.А. Пути эволюции животного мира. - М.: Сов. наука, 1955.
 Малахов В.В. Современная эволюционная морфология. - Киев: Наукова думка, 1991.
 Миклухо-Маклай Н.Н. Собрание сочинений. Т. 3, ч. 2. - М.-Л.: изд-во АН СССР, 1952.
 Петропавловский Н.М. Материалы к изучению весовых отношений паренхиматозных органов у животных. - Харьков, 1904.
 Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992.
 Савельев С.В. Формообразование мозга позвоночных. - М.: изд-во МГУ, 1993.
 Савельев С.В. Стереоскопический атлас мозга человека. - М.: Ареа-17, 1996.
 Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. - М.: Ареа-17, 1998.
 Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. - М.: Гэотар-мед, 2001.

363

- Северцов А.Н. Собрание сочинений. Т. 3. - М.-Л.: изд-во АН СССР, 1945.
 Филимонов И.М. Сравнительная анатомия большого мозга рептилий. - М.: изд-во АН СССР, 1963.
 Филимонов И.М. Избранные труды. - М.: Медицина, 1974.
 Холодковский Р.А. Учебник зоологии и сравнительной анатомии. - СПб: изд-во А.Ф. Девриена, 1914.
 Шимкевич В. Биологические основы зоологии. - М.-СПб: изд-во Т-ва М.О. Вольфъ, 1907.
 Шмидт-Нильсен К. Физиология животных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1982.
 Шовен Р. Поведение животных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1972.
 Anderson P.A.V. Evolution of the First Nervous Systems. - N.Y.: Plenum Press, 1990. - Vol. 188. - NATO ASI Series A.
 Barbanera F., Erra F., Banchetti R. Non-Adaptive Behaviour of Isotropically Heated, Inert Populations of *Oxytricha bifaria* (Ciliophora), *Stichotrichia* // J. Eukaryot. Microbiol. - 2002. - Vol. 49, No. 1. - P. 54-62.
 Berrill N.J. The Origin of Vertebrates. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1955.
 Bream J., Davis R.M. Rain, Wind- and Touch-Induced Expression of Calmodulin and Calmodulin-Related Genes in Arabidopsis // Cell. - 1990. - Vol. 60. - P. 352-364.
 Carroll R.L. Early Evolution of Reptiles // Annu. Rev. Ecol. Syst. - 1982. - Vol. 13. - P. 87-109. Choudhury S. Divorce in Birds: a Review of the Hypotheses // Anim. Behav. - 1995. - Vol. 50, No. 2. - P. 413-429.
 Cooper W., Burghardt G.M. Vomeroolfaction and Vomodor // J. Chem. Ecol. - 1990. - Vol. 16. - P. 103-105.
 Dodd J.M., Dodd M.H.I. Evolutionary Aspects of Reproduction in Cyclostomes and Cartilaginous Fishes // In: Evolutionary Biology of Primitive Fishes / Eds. R.E. Foreman et al. - N.Y.: Plenum Press, 1985. - P. 295-319.
 Dohrn A. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Functionswechsel. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1875.
 Edinger L. Bau der Nervosen Zentralorgane. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1911.
 Fay R.R., Popper A.N. The Octavolateralis System // In: Functional Vertebrate Morphology / Eds. M. Hildebrand et al. - Cambridge: Harvard Univ. Press, 1985. - P. 291-316.
 Foreman R.E., Gorbman A., Dodd J.M., Olsson R. Evolutionary Biology of Primitive Fishes. - N.Y.: Plenum Press, 1985. - Vol. 103. - NATO ASI Series A.

364

- Gegenbaur C. Anatomie der Wirbelthiere. - Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898.
 Griffiths M. The Biology of Monotremes. - N.Y.: Academic Press, 1978.
 Halpern M. The Telencephalon of Snakes // In: Comparative Neurology of the Telencephalon / Ed. S.O.E. Ebberson. - N.Y.: Plenum Press, 1980.
 Halpern M. The Organization and Function of the Vomeronasal System // Annu. Rev. Neurosci. - 1987. - Vol. 10. - P. 325-362.
 Hertwig O. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1878.

- Hirakow R., Kajita N.* An Electron Microscopic Study of the Development of *Amphioxus, Branchiostoma belcheri tsingtauense*: Cleavage // J. Morphol. - 1990. - Vol. 201. - P. 331-344.
- Huber J.C., Rucker W.B., McDiarmid C.G.* Retention of Escape Training and Activity Changes in Single Paramecia // J. Comp. Physiol. - 1974. - Vol. 86. - P. 258-266.
- Hudspeth A.J.* The Cellular Basis of Hearing: the Biophysics of Hair Cells // Science. - 1985. - Vol. 230. - P. 745-752.
- Iftode F., Prajer M., Frankel J.* Nuclear and Cortical Regulation in Doublets of Paramecium: II. When and How do Two Cortical Domains Reorganize to One? // J. Eukaryot. Microbiol. - 2001. - Vol. 48, No. 6. - P. 690-712.
- Jameson E.W.* Vertebrate Reproduction. - N.Y.: John Wiley and Sons, 1988.
- Janvier P.* The Phylogeny of the Craniata, with Particular Reference to the Significance of Fossil «Agnathans» // J. Vert. Paleont. - 1981. - Vol. 1. - P. 121-159.
- Jefferies R.P.S.* The Ancestry of Vertebrates. - Lond.: British Museum, 1986.
- Jollie M.* Segmentation of the Vertebrate Head // Am. Zool. - 1977. - Vol. 17. - P. 323-333.
- Jollie M.* What are the «Calcichordata»? and the Larger Question of the Origin of Chordates // Zool. J. Linn. Soc. - 1982. - Vol. 75. - P. 167-188.
- Kappers A., Huber G.C., Grosby E.C.* The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man. - N.Y.: MacMillan Company, 1936.
- Kardong K.V.* Vertebrates. - Dubuque, Iowa: Wm. C Brown Publishers, 1995.
- Kemp T.S.* Mammal-Like Reptile and the Origin of Mammals. - Lond.- N.Y.: Academic Press, 1982.
- 365**
- Keynes R., Lumsden A.* Segmentation and the Origin of Regional Diversity in the Vertebrate Central Nervous System // Neuron. - 1990. - Vol. 4. - P. 1-9.
- Kleinenberg* Hydra. Eine anatomischentwicklungsgeschichtliche Untersuchung. - Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1872.
- Kuhlenbeck H.* Invertebrates and Origin of Vertebrates. - Geneva: Karger Press, 1967.
- Lanuza E., Halpern M.* Afferent and Efferent Connections of the Nucleus Sphericus in the Snake *Thamnophis sirtalis*: Convergence of Olfactory and Vomeronasal Information in the Lateral Cortex and the Amygdala // J. Comp. Neurol. - 1997. - Vol. 385. - P. 627-640.
- Lefebvre L., Whittle P., Lacaris E., Finkelstein A.* Feeding Innovations and Forebrain Size in Birds // Anim. Behav. - 1997. - Vol. 53, No. 3. - P. 549-560.
- Levine J.S.* The Vertebrate Eye // In: Functional Vertebrate Morphology / Eds. M. Hildebrand et al. - Cambridge: Harvard Univ. Press, 1985. - P. 317-337.
- Liem K.F.* Form and Function of Lung: The Evolution of Air-Breathing Mechanisms // Am. Zool. - 1988. - Vol. 28. - P. 739-759.
- Lipps J.H., Signor W.* Origin and Early Evolution of the Metazoa. - N.Y.: Plenum Press, 1992.
- Lohman A.N., Smeets W.J.* Overview of the Main and Accessory Olfactory Bulb Projections in Reptiles // Brain Behav. Evol. - 1993. - Vol. 41. - P. 147-155.
- Lombard R.E., Sumida S.S.* Recent Progress in Understanding Early Tetrapods // Am. Zool. - 1992. - Vol. 32. - P. 609-622.
- Mallatt J.* Early Vertebrate Evolution: Pharyngeal Structures and Origin of Gnathostomes // J. Zool. (Lond.). - 1984. - Vol. 204. - P. 169-181.
- Martinez-Garcia F., Martinez-Marcos A., Lanuza E.* The Pallial Amygdala of Amniote Vertebrates: Evolution of the Concept, Evolution of the Structure // Brain Res. Bull. - 2002. - Vol. 57. - P. 463-469.
- McConnel J.V.* Comparative Physiology: Learning in Invertebrates // Annu. Rev. Physiol. - 1966. - Vol. 28. - P. 107-136.
- Meglitsch P.A., Schram F.R.* Invertebrate Zoology. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1991.
- Millot J., Anthony J.* L'Organisation Generale du Prosencephale de *Latimeria chalumnae smith* // In.: Evolution of the Forebrain. - Stuttgart: G. Thieme Verlag, 1966. - P. 51-60.
- Milner A.R.* The Relationship and Origin of Living Amphibians // In: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Amphibians, Reptiles,
- 366**
- Bird / Ed. M.J. Benton. - Oxford: Clarendon Press. Systematics Assoc, 1988. - Vol. 35A. - P. 59-102.
- Nieuwenhuys R.* An Overview of the Organization of the Brain of Actinopterigian Fishes // Am. Zool. - 1982. - Vol. 22. - P. 287-310.
- Nieuwenhuys R.* The Central Nervous System of Vertebrates. - Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1998.
- Nilsson S.* Autonomic Nerve Function in the Vertebrates // In: Zoophysiology / Ed.: D.S. Farmer. - N.Y.: Springer-Verlag, 1983.
- Northcutt R.G.* Evolution of the Telencephalon in Nonmammals // Annu. Rev. Neurosci. - 1981. - Vol. 4. - P. 301-350.
- Northcutt R.G., Davis R.E.* Fish Neurobiology. - Michigan, 1983.
- Olson R.* Basic Design of the Chordate Brain // In: Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes / Eds. T. Uyeno et al. - Tokyo: Ichthyological Society of Japan, 1986. - P. 86-93.
- Olson R., Holmberg K., Lilliemarc Y.* Fine Structure of the Brain and Brain Nerves of *Oikopleura dioica* (Urochordata, Appendicularia) // Zoomorphology. - 1990. - Vol. 110. - P. 1-7.
- Panchen A.L.* The Nostrils of Choanate Fishes and Early Tetrapods // Biol. Rev. - 1967. - Vol. 42. - P. 374-420.
- Panchen A.L.* The Origin and Early Evolution of Tetrapod Vertebrate // In: Problems in Vertebrate Evolution / Eds. S.M. Andrews et al. - N.Y.: Academic Press, 1977. - P. 289-318.
- Parker G.H.* The Elementary Nervous System. - Philadelphia-Lond.: J.B. Lippincott company, 1919.

- Pechenic J.A.* Biology of the Invertebrates. 2nd ed. - Dubuque, Iowa: Wm. C Brown, 1991.
Pierce S.K., Mangel T.K. Illustrated Invertebrate Anatomy. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1987.
Piiper J., Scheid P. Comparative Physiology of Respiration: Functional Analysis of Gas Exchange Organs in Vertebrates // Int. Rev. Physiol. - 1977. - Vol. 14. - P. 219-253.
Prudhoe S. A Monograph on Polyclad Turbellaria. - Lond.: Oxford Univ. Press, 1986.
Radinsky L.B. The Evolution of Vertebrate Design. - Chicago, 1987.
Reiner A., Brauth S.E., Karten H.J. Evolution of the Amniote Basal Ganglia // Trends Neurosci. - 1984. - Vol. 7. - P. 320-325.
Schaeffer B. The Xenacanth Shark Neurocranium, with Comments on Elasmobranchial Monophyly // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. - N.Y., 1981. - Vol. 169. - P. 1-66.
367
Spearman R.I.C., Riley P.A. The Skin of Vertebrates. - Linn. Soc. Symp. Ser. No. 9, 1980.
Stensio E. The Brain and Cranial Nerves in Fossil, Lower Craniate Vertebrates. - Oslo: Universitetsforlaget, 1963.
Stewart J.R., Blackburn D.G. Reptilian Placentation: Structural Diversity and Terminology // Copeia. - 1988. - P. 839-852.
Tarsitano S.F. The Morphological and Aerodynamics Constraints on the Origin of Avian Flight // In: The Beginnings of Birds / Eds. M.K. Hecht *et al.* - Eichstatt: Bronner and Daentler, 1985. -P. 319-332.
Thomson K.S. On the Biology of Cosmine // Peab. Mus. Nat. Hist. Bull. - 1975. - Vol. 40. - P. 1-58.
Torrence S.A., Cloney R.A. Ascidian Larval Nervous System: Primary Sensory Neurons in Adhesive Papillae // Zoomorphology. - 1983. - Vol. 102. - P. 111-123.
Tyndale-Biscoe H., Rentree M. Reproductive Physiology of Marsupials. - Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987.
Ulinski P.S. Neurobiology of the Therapsid-Mammalian Transition // In: The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles / Eds. N. Hotton *et al.* - Washington: D.C. Smithsonian Inst. Press, 1986. - P. 149-171.
Ulinski P.S. Cerebral Cortex in Reptiles // In: Cerebral Cortex / Eds. E.G. Jones, A. Peters. - N.Y.: Plenum Press, 1990. - Vol. 8.
Van Tienhoven A. Reproductive Physiology of Vertebrates. - Ithaca: Cornell Univ. Press, 1983.
Vorobyeva E.I. Observations on Two Rhipidistian Fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia // Zool. J. Linn. Soc. - 1980. - Vol. 70. - P. 191-201.
Wimsatt W.A. Morphogenesis of the Fetal Membranes and Placenta of the Black Bear *Ursus americanus* (Pallas) // Am. J. Anat. - 1974. - Vol. 140. - P. 471-496.

Научное издание Савельев Сергей Вячеславович

Происхождение мозга

Монография

Зав. редакцией

В.М. Дорончук

Редактор

Е.В. Суомалайнен

Корректор

Д.Н. Дорончук

Подготовка оригинал-макета

С.В. Савельев

Художественное оформление и дизайн обложки

С.В. Савельев

Изд. лиц. ИД № 05297 от 06.07.2001 Подписано в печать 27.01.05

Формат 60x90 ¹/₁₆. Бумага мелованная. Печать офсетная. Объем 23,0 печ. л.

Усл. печ. л. 23,0. Тираж 5000 экз. Заказ №5038

Издательство «ВЕДИ»

115162, Москва, а/я 4

e-mail: vedimed@mail.ru

Отпечатано в филиале «Типография им. Скворцова-Степанова»

ФГУП Издательства «Известия»

Управления делами Президента Российской Федерации

127994, ГСП-4, Москва, Пушкинская площадь, 5

Сканирование и форматирование: [Янко Слава](#) (Библиотека [Fort/Da](#)) || slavaaa@yandex.ru

|| yanko_slava@yahoo.com || <http://yanko.lib.ru> || Icq# 75088656 || Библиотека: [http://](http://yanko.lib.ru/gum.html)

yanko.lib.ru/gum.html || номера страниц - вверху. **АНОНС КНИГИ**

update **02.02.06**
